©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über Streuung der Transpirationswerte bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei artgleichen Pflanzen eines Bestandes

Von Josef Hölzl

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

Mit 8 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 27. Oktober 1955)

Einleitung.

Der Wasserhaushalt der Landpflanzen bildet einen der wichtigsten Fragenkomplexe der experimentellen Ökologie. Sowohl die Aufnahme- wie die Abgabeseite desselben waren der Gegenstand zahlreicher und ausführlicher Untersuchungen. Während jene sich hauptsächlich mit der Menge und Zufuhr des von der Pflanze wirklich aufnehmbaren Wassers, also besonders mit den physikalischen und osmotischen Bodensaugkräften und der aufnehmenden Wurzelmasse, befassen, münden diese im wesentlichen in eine Untersuchung der Transpiration und ihrer inneren und äußeren Bedingungen. Dabei ergibt sich als wichtigste Aufgabe der experimentellen Ökologie: die Lebensvorgänge „am Standort" messend zu erfassen. Es soll durch das Experiment weder der Komplex der inneren physiologischen noch der der äußeren physikalischen Bedingungen in seiner natürlichen Gegebenheit gestört werden. Diese klar umgrenzten, in Wirklichkeit aber nicht leicht einzuhaltenden Forderungen werden noch am ehesten durch sogenannte Freiland- oder Feldmethoden erfüllt.

Die Methoden zur Messung der Transpiration veranschaulichen diese Verhältnisse recht deutlich. Stocker (1929) unterscheidet 2 Gruppen, je nachdem sie in erster Linie auf die Erhebung des physiologischen Zustandes der „Standortspflanze" oder des physi-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kalischen Zustandes der „Standortsbedingungen" Wert legen. Die ersteren sind gasometrischer Natur, das heißt, sie messen den von der Pflanze in der Zeiteinheit abgegebenen Wasserdampf. Dies geschieht nun volumetrisch, genauer durch Wägung der Wasserdampfmenge selbst oder Bestimmung der Gewichtszunahme einer hygroskopischen Substanz (ausgeglühtes Chlorkalzium, konzentrierte Schwefelsäure). Da bei diesen Methoden der transpirierende Pflanzenteil sich unter Glas befindet, sind die natürlichen Standortsbedingungen (vor allem Luftbewegung und Strahlung) nicht gegeben. Indessen kann das Verfahren unter gewissen Vorsichtsmaßregeln genaue Transpirationswerte unverletzter Pflanzen am Standort ergeben, ja sogar zu selbstregistrierenden Methoden ausgebaut werden. Das gasometrische Verfahren wurde zum Beispiel von Arland (1929 a) zur Standardmethode ausgebaut und als Vergleichsbasis verwendet, ebenso von Schratz (1931).

Es muß aber (nach Stocker 1929) festgehalten werden, daß für die Zwecke einer ökologischen Standortsuntersuchung ernstlich nur die Wägungsmethoden in Frage kommen, die der zweiten Gruppe angehören. An Stelle komplizierter und unhandlicher Apparaturen ist lediglich eine geeignete, vor Wind geschützte Waage notwendig. Dazu kommt, daß unter allen Messungen die Wägung die exaktesten zahlenmäßigen Werte liefert. Wägungen des transpiratorischen Wasserverlustes wurden zuerst an eingetopften Pflanzen, oft mit eigens hiezu konstruierten Waagen vorgenommen. Die Verwendung eingetopfter bewurzelter Pflanzen stellt aber nicht immer die ideale Lösung dar, weil das Gewicht der Erdmassen die Empfindlichkeit der Waage herabdrückt und lange Expositionszeiten benötigt werden. Mit der Hinwendung zum Standort aber erledigt sich dieses Vorgehen von selbst, wenngleich es in jüngerer Zeit in Form der sogenannten Anwelkmethode von Arland (1929) wieder in modifizierter Weise zum Vorschein gekommen ist. Infolge ihrer längeren Expositionszeit (bei Topfpflanzen bis 24 Stunden) ergeben diese Methoden Mittelwerte der Transpiration über längere Zeiträume, sind also Integrationsmethoden im Sinne Hubers (1927). Den gegenteiligen Typ repräsentieren die sogenannten Differentialmethoden (auch Momentanmethoden genannt).

In vielen Fällen ist zur genauen Analyse des Transpirationsvorganges gerade eine solche Kette von Momentanbestimmungen mit ganz kurzen Expositionszeiten notwendig, dies vor allem zur Erstellung von natürlichen Tagesgängen. Den Idealfall stellt die lückenlose Aneinanderreihung solcher Differentialbestimmungen durch Selbstregistrierung dar. Mit der Reduktion der Expositions-

zeiten geht eine solche der Pflanzenmasse Hand in Hand, das heißt, es werden nur mehr abgeschnittene Pflanzenteile mit abgedichteten Wundstellen (vor allem Blätter) auf ihre Wasserverluste innerhalb weniger Minuten geprüft. Die hiezu erforderlichen Wägungen werden am raschesten und genauesten mit einer von Huber angegebenen (Balken)torsionswaage durchgeführt. Eine solche Waage der Firma Hartmann & Braun mit aufklappbarem Windschutzkästchen am Balkenende stand auch mir zur Verfügung.

Schon zur selben Zeit wurden aber Stimmen laut, die gegen diese Differentialmethoden Stellung nahmen. Iwanoff (1928) wies auf eine Beobachtung hin, die ihm den Wert der vorliegenden Methode in Frage zu stellen schien. Er stellte eine Erhöhung der Transpiration unmittelbar nach dem Abschneiden der Pflanzenteile fest und erblickte deren Ursache in dem plötzlichen Wassernachschub, der durch die Aufgebung der negativen Spannung in den Gefäßen ausgelöst wird. Aber weder Stocker noch andere Autoren konnten jene Transpirationserhöhung als Regel bestätigen; auch bei meinen weiter unten angeführten Versuchen zeigt sich dergleichen nur ausnahmsweise. Können also diese Bedenken als zerstreut angesehen werden, so verhält es sich mit den von Arland erhobenen Einwänden anders.

Diese gründen sich im wesentlichen auf einen den Differentialverfahren notwendig anhaftenden Mangel. Wie schon erwähnt, hat die Herabsetzung der Expositionszeit eine Präzisionswägung des nun sehr klein gewordenen Gewichtsverlustes durch Transpiration und diese wieder die Wägung kleiner Pflanzenteile auf empfindlichen Waagen zur Folge, woraus sich auch die Bezeichnung Schnellwäge- oder Blättchenmethode herleitet. Dem Vorteil rascher, präziser und vor allem zahlreicher Beobachtungen steht der Nachteil der Differenzierung des Pflanzenmaterials gegenüber: es wird immer mehr von immer weniger ausgesagt. Der Schluß vom Verhalten eines oder weniger Blätter auf das Verhalten der ganzen Pflanze kann leicht zum Trugschluß werden. Auch Burgerstein gibt in seiner Monographie ein Beispiel, zu welchen Widersprüchen ein solcher Schluß führen kann. Schon die von Huber (1923, 1925) an verschiedenen Bäumen festgestellte Abhängigkeit der Transpirationsintensität von der Insertionshöhe der Blätter mahnt zur Vorsicht. Hiezu tritt bei krautigen Pflanzen das verschiedene Alter und Aussehen der Blätter und Pflanzen, kurz deren Individualität. Diese Verhältnisse zu beleuchten sowie zwischen den sich oft befehdenden Methoden differentieller und integrierender Art zu vermitteln und einen Ausgleich zu suchen, stellt sich die vorliegende Arbeit als Ziel.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Methodik.

Zur Untersuchung gelangten durchwegs krautige Pflanzen. Im Sommer 1952 und 1953 waren es folgende im Versuchsgarten des pflanzenphysiologischen Instituts (Augarten in Wien) beetweise angebaute Kulturpflanzen:

Medicago sativa	Phaseolus vulgaris
Pisum sativum	Trifolium pratense
Vicia faba	Fagopyrum sagittatum
Soja hispida	Solanum lycopersicum

sowie einige wildwachsende Spezies:

Galinsoga parviflora
Convolvulus arvensis
Solanum nigrum

Zur Transpirationsmessung wurden die Blätter entweder bloß abgepflückt oder mit einer Schere abgeschnitten und die Wundstelle hierauf durch leichtes Eintauchen in ein Schälchen mit Paraffinöl abgedichtet. Die Wägung erfolgte, wie bereits erwähnt, mit einer Balkentorsionswaage der Fa. Hartmann & Braun mit einem Dreh- (Torsions-) Bereich von 0 bis 500 mg (1 Teilstrich = 1 mg) bei einer Maximalbelastung von 5 g; Zehntelmilligramm wurden noch geschätzt.

Dabei bewährte sich beim Arbeiten im Freien ein am Lastarmende angebrachtes schließbares Windschutzkästchen vortrefflich. Beim Arbeiten im Freien stand die Waage außerdem in einem Windschutzkasten auf einem massiven Tisch, durch einen Sonnenschirm vor direkter Besonnung geschützt. Nur beim Messen des Transpirationsabfalls wurde sie so weit in den Sonnenschein gerückt als notwendig war, um das an der Waage hängende Blatt bei geöffneter Windschutzscheibe der Sonne auszusetzen. Die Befestigung der Blätter erfolgte wenn möglich (z. B. bei Trifolium, Medicago) ohne Verwundung an den dazu bestimmten Häkchen. In den anderen Fällen konnte aber durch die an allen Blättern in gleicher Weise erfolgende Verwundung keine meßbare Veränderung der Wasserabgabe in den üblichen Expositionszeiten nachgewiesen werden[1]. Die Verwendung von Waagschalen hätte die Windschutzeinrichtung in Frage gestellt und die Schwingungsdauer erheblich verlängert. Exponiert wurden die Blätter, indem sie an derselben Pflanze möglichst an dem Orte ihrer Entnahme mit Büroklammern am Blattstiel festgeheftet wurden. Später wurden sie an einem für diesen Zweck gebauten Rahmen in etwa 40 cm Höhe über dem Boden exponiert. Die Blätter ruhten hier in waagrechter natürlicher Lagerung auf gespannten Fäden, von einem Gummiband windsicher festgeklemmt. Auf diese Weise erhält man eine gleiche und sichere Lagerung der exponierten Blätter, was vor allem für die Auswirkung des Strahlungsfaktors wichtig ist.

Die auf ihre Transpiration untersuchten Blätter wurden sodann in Papier eingeschlagen, numeriert und später im Thermostaten bei 110° 24 Stunden getrocknet und gewogen. Dies zur Ermittlung des Trockengewichtes bzw. des Wassergehaltes in % des Trockengewichtes.

Zur Kontrolle der Spaltöffnungsweiten diente die Infiltrationsmethode nach Molisch. Dabei kam die vereinfachte Reihe Xylol, Alkohol

[1] Vgl. Stålfelt 1932, S. 48.

und Paraffinöl zur Anwendung. An jeder Flüssigkeit unterschied ich meist nur 4 Infiltrationsstufen:

+ = in Flächen,
± v = vereinzelt und rasch,
± l = (sehr) vereinzelt und langsam,
— = keine Infiltration.

Die Beobachtungsergebnisse an den 3 Flüssigkeiten wurden hierauf zu einem einzigen Zahlenwert einer 9teiligen Skala zusammengefaßt.

			Kennziffer	Spaltöffnungszustand
	—	X	0	geschlossen
	± l	X	1	↓
	± v	X	2	↓
A	— +	X	3	↓
A	± l		4	↓
A	± v		5	↓
A	+ —	P	6	↓
	± l	P	7	↓
	± v	P	8	↓
	+	P	9	offen

Diese gründet sich auf der dieser Methode zugrunde liegenden Tatsache zunehmender Infiltrationsfreudigkeit in der Reihenfolge:

Paraffinöl, Alkohol, Xylol. Die Voraussetzung, daß mit einer Infiltration von Alkohol eine vollständige (+) Infiltration von Xylol und mit einer Infiltration von Paraffinöl eine vollständige (+) Infiltration von Xylol und Alkohol Hand in Hand geht, ist aber nicht immer gegeben. In solchen Fällen wurde das arithmetische Mittel der disjunkten Skalenwerte als Kennziffer des Öffnungszustandes der Stomata genommen. Einige Beispiele zur Erläuterung:

X	A	P	Kennziffer
+	± v	—	5
+	± v	± l	$\frac{5+7}{2} = 6$
+	—	± l	$\frac{3+7}{2} = 5$
± v	± v	± l	$\frac{2+5+7}{3} = 4{,}7$

Wie immer man auch vorgehen mag (fast jede Arbeit benützt ein anderes Schema), ganz einwandfrei werden die Ergebnisse nie werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Letzten Endes hat dies seinen Grund in der Tatsache, daß die Infiltrationsmethode zuerst qualitative Ergebnisse liefert, die erst hinterher nach irgendeiner Vorschrift in quantitative Werte umgemünzt werden. Gibt schon die Abfassung jener Vorschrift einen gewissen Spielraum, so ist dem subjektiven Ermessen bei der Erfassung qualitativer Merkmale eine noch viel größere Freiheit gegeben. So einfach und deshalb brauchbar die Infiltrationsmethode für Freilandbeobachtungen ist, man wird die Ergebnisse doch nur als das nehmen dürfen, was sie sind, eine erste Feststellung über den Öffnungszustand der Stomata (vgl. Firbas 1931, S. 653, Anmerkung).

An meteorologischen Daten wurden die Temperatur, relative Feuchtigkeit und Evaporation instrumentell erfaßt. Zur Bestimmung der beiden ersteren stand ein Polymeter zur Verfügung, bestehend aus einem Quecksilberthermometer und einem Haarhygrometer. Dieses wurde vor Beginn der Versuche in der feuchten Kammer auf Zuverlässigkeit geprüft.

Die Instrumente wurden, mit Packpapier abgeschattet, in 40 cm Höhe über dem Erdboden aufgehängt; es handelt sich also um kleinklimatische Angaben, wie sie für diesen Zweck benötigt werden.

Die Messung der Evaporation erfolgte mit dem Piche-Evaporimeter an einer wassergetränkten grünen Löschpapierscheibe von 3 cm Durchmesser. Man erhält mit ihm brauchbare Mittelwerte über ganze Stunden. Bei Ablesung in kürzeren Zeiträumen ist im allgemeinen die Verschiebung des Meniskus so gering, daß zufällige Ablesungsfehler schon zu sehr ins Gewicht fallen.

Bewölkung, Windstärke und -richtung wurden geschätzt, desgleichen auch die Sonnenscheindauer. Ihre Kennzeichnung erfolgte zuerst mehr allgemein, später wurden die Stärke und Dauer der Insolationszeit in Viertel geschätzt.

Im allgemeinen habe ich der graphischen Darstellung aus Gründen der Übersichtlichkeit den Vorzug gegeben. Doch werden auch dort, wo es notwendig erschien, Beispiele für die Art der Protokollierung angegeben. Die Darstellung der Tagesgänge geschieht in der üblichen Weise, indem die einzelnen Kurven übereinander eingezeichnet werden. Hiebei wird der oberste Teil den meteorologischen Daten vorbehalten, hierauf folgen die Kurven der Stomata, der Transpiration und des Wassergehaltes.

Die verschiedenen Darstellungsformen der Transpiration werden jeweils an Ort und Stelle erklärt. Die Verwendung einer Stufenkurve für die Evaporation ist gerechtfertigt, denn das Piche-Evaporimeter liefert Mittelwerte über jeweils eine Stunde. Alle übrigen Angaben hingegen sind Momentanwerte, einschließlich der durch kurzfristige Wägungen (differentielle Methoden) ermittelten Transpiration. Die kurvenmäßig dargestellte Transpiration wird immer als Minutentranspiration, bezogen auf das Frischgewicht, angegeben.

Die Frage des Bezugssystems der Transpiration ist viel diskutiert worden (Huber 1924, Stocker bes. 1929, Arland 1929, Seybold 1929 b, Kamp 1930, Firbas 1931, Walter 1951, S. 224). Ursprünglich gab man der Oberfläche der oberirdischen Organe als Bezugsgröße entschieden den Vorzug. Auch die Arbeiten Stockers geben hauptsächlich die Stundentranspiration pro Quadratdezimeter beiderseitiger Blattfläche an. In jüngerer Zeit setzt sich aber das Frischgewicht als Bezugsgröße immer mehr durch.

Zweifellos wäre die Bezugnahme auf die Oberfläche der transpirierenden Organe, also vor allem der Blätter, die erstrebenswerte Lösung, ist doch die Transpiration ein sich wesentlich an der pflanzlichen Oberfläche abspielender Vorgang. Indessen gestaltet sich die richtige Erfassung der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Blattoberflächen oft schwierig, ja unmöglich. Solange es sich um einzelne Blätter handelt, läßt sich wenigstens näherungsweise ihre Oberfläche durch einfaches Umfahren mit Bleistift oder durch Zuhilfenahme von Lichtpause und nachherigem Planimetrieren ermitteln. Selbst in diesem einfachsten Fall machen aber oft Unebenheiten und Wölbungen der Blattlamina (z. B. bei Fagopyrum) nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Handelt es sich um Sprosse oder gar ganze Pflanzen mit zahlreichen Blättern und Achsen, so wird eine rasche Oberflächenbestimmung überhaupt unmöglich. Es kommt aber hinzu, daß die Blattoberflächen keineswegs geometrische Ebenen sind, als welche sie ja stillschweigend vorausgesetzt werden. Vielmehr können beträchtliche und in der Schnelligkeit völlig unkontrollierbare Abweichungen von diesem Grenzfall auftreten. Mit Recht lehnt daher Arland (1929) in einer diese Verhältnisse ausführlich diskutierenden Arbeit die Oberfläche als Bezugsbasis ab[2].

Gewisse Nachteile haften auch der Bezugnahme auf das Trockengewicht an. Zwar gelingt seine Bestimmung in der wünschenswerten Genauigkeit, aber es darf nicht übersehen werden, daß in der Zeitspanne zwischen der Wägung des Frischgewichtes und dem Absterben des Blattes unkontrollierbare Atmungsverluste auftreten müssen (Iljin 1923 a, b, c; Maximow u. Krasnosselsky-Maximow 1924, Brillant 1924, Tumanov 1927). So wünschenswert die Kenntnis des Trockengewichtes schon für die Bestimmung des Wassergehaltes (auch dieser wird zum Beispiel von Stocker als Bezugsbasis verwendet) ist, so bleibt seine Ermittlung doch von gewissen technischen Voraussetzungen abhängig. Bei der Verwendung größerer Mengen ganzer Pflanzen sind diese nicht mehr gegeben, und man wird in diesem Fall auf das Trockengewicht verzichten müssen. Das Trockengewicht als Bezugsbasis ist besonders dann erwünscht, wenn der Wassergehalt und die Transpirationsgröße miteinander verglichen werden sollen.

Das besonders in letzter Zeit bei weitem am meisten (z. B. Pisek u. Cartellieri 1931—39, Müller-Stoll 1935, Arland und seine Schüler) gebrauchte Bezugssystem ist das auf Frischgewicht. Sein technischer Vorteil liegt auf der Hand und ist besonders bei Serienversuchen (Vergleich mehrerer parallellaufender Tagesgänge) gar nicht hoch genug anzuschlagen. Die Arbeitsersparnis ist enorm, da es keiner zusätzlichen Messung bedarf. Allerdings ist hier beim Vergleich der Transpiration verschieden alter Pflanzen, besonders aber beim Vergleich verschieden gestalteter Spezies, Vorsicht am Platze. Bei Unkenntnis des Wassergehaltes sieht man von solchen Vergleichen am besten ganz ab. Dies rührt eben daher, daß sich im Frischgewicht der variable Wassergehalt verbirgt. Andererseits ist der frische Zustand der Pflanze, physiologisch gesehen, für die Transpiration der Pflanze dermaßen bestimmend, daß seine Charakterisierung durch das Frischgewicht sehr wohl ein Maß für die Transpiration abgibt.

Untersuchung der Streuung der Transpirationswerte.

1. Versuche zur Sicherheit von Tagesgängen auf Grund kurzfristiger Wägungen.

Es hat sich seit den klassischen Arbeiten Stockers (1923, 1928, 1932, 1933, 1935) eingebürgert, den Tagesgang der Tran-

[2] Auch besteht keine strenge Proportionalität zwischen Transpiration und Blattfläche (Walter 1951, S. 197).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

spiration einer oder mehrerer Pflanzen einer Spezies aus stündlichen Momentanbestimmungen zu erstellen. Da es sich meist um krautige Pflanzen handelt, werden nicht nur verschiedene Blätter oder Sproßteile ein und derselben Pflanze, sondern auch verschiedene Individuen desselben Bestandes zur Transpirationsbestimmung herangezogen; dies um so mehr, je kleiner die Wuchsform einer Spezies ist und je weniger Blätter sie besitzt. Den so gewonnenen Transpirationskurven haftet aus dieser unvermeidbaren Inhomogenität der transpirierenden Einheiten ein Moment der Unsicherheit an, das es nun näher zu betrachten gilt. Es ergibt sich die Frage, inwieweit sind Transpirationskurven solcher Art repräsentativ für den zu untersuchenden Bestand, eine Frage, die für die Auswertung solcher Kurven von Bedeutung ist. Denn immer werden solche Kurven als Eigenheiten der untersuchten Spezies genommen und nicht als das, was sie eigentlich sind: Transpirationswerte einzelner Blätter oder Sproßteile während jeweils weniger Minuten.

Der einfachste Weg, hierauf eine Antwort zu erhalten, besteht wohl in Erstellung einiger möglichst gleichzeitiger und gleichwertiger Transpirationswerte. Für einen einzelnen Beobachter gibt es nur 2 Möglichkeiten, das zu erreichen:

1. einige Messungen mit möglichst kurzen Expositionszeiten hintereinander auszuführen oder

2. die Expositionszeiten ineinander zu verschachteln.

Für den ersteren Weg würde die seinerzeit von Huber (1927) erhobene Forderung sprechen, die Expositionszeit möglichst abzukürzen, wobei 200 Sekunden bis 2 Minuten vorgeschlagen wurden. Auch das in Abbildung 4 dargestellte Verhalten der Transpiration einzelner Blätter nach dem Abschneiden, ihr vielfach schon in den ersten Minuten deutlich ausgeprägter Transpirationsabfall (vgl. Schratz 1931, Rouschal 1938) unterstützt diese Forderung. Es ist aber zu beachten, daß die zu wägende Gewichtsdifferenz mit der Expositionszeit abnimmt, und zwar in einem Grad, daß leicht die Meßgenauigkeit nicht mehr Schritt halten kann. Hiezu kommt noch, daß die Forderung nach „Gleichzeitigkeit" der Messungen überhaupt nicht erfüllt wird.

Schon Stocker (1929) und die meisten übrigen Autoren verwendeten längere Expositionszeiten, im allgemeinen 3 bis 5 Minuten, ohne daß indessen eine immer gültige Vorschrift gemacht werden konnte. Immerhin wird man trachten, die Expositionszeit nicht zu weit in den Transpirationsabfall hinein zu erstrecken. Um nun wenigstens 3 vergleichbare Werte zu erhalten, wurden

Expositionszeiten von 6 Minuten so ineinander geschachtelt, daß die einzelnen Wägungen in Abständen von 2 Minuten vorzunehmen waren. Es wird also 2 Minuten nach der ersten Wägung und folgender Exposition des Blattes oder Sprosses die zweite Wägung an einem anderen Blatt oder Sproß zur Gewinnung des zweiten Anfangsgewichtes vorgenommen und nach abermals 2 Minuten eine dritte Wägung. Nach weiteren 2 Minuten gibt eine neuerliche Wägung bereits das erste Endgewicht bei einer Expositionszeit von 6 Minuten usw. Es hat außerdem den Vorteil, daß man nicht unter Zeitdruck gerät, was allzu leicht Ungenauigkeit verursacht. Ferner sind alle 3 Expositionszeiten gleich lang, nämlich 6 Minuten, was um so mehr von Bedeutung ist, als sie an sich zu lang sind. Der Transpirationsabfall setzt ja schon früher ein (vgl. oben), wahrscheinlich schon in den ersten Minuten nach dem Abschneiden des Blattes. Das hat zur Folge, daß alle über mehrere Minuten sich erstreckenden Durchschnittswerte der Transpiration zu niedrig gegriffen sind, und zwar um so mehr, je länger die Expositionszeiten sind (vgl. Stocker 1929, Seybold 1929, Schratz 1931). Nur gleichlange Expositionszeiten geben die Gewähr, daß diese unvermeidlichen und oft recht beträchtlichen Erniedrigungen überall im selben Ausmaß wirksam werden. Würde hingegen die Expositionszeit (stärker) variieren, so müßten die nunmehr in verschiedener Weise zur Wirkung kommenden Transpirationsabfälle die Vergleichbarkeit der Durchschnittswerte beeinträchtigen.

Aber nicht nur Nachteile hat die längere Expositionszeit von 6 Minuten. Denn die physikalischen Umweltsbedingungen werden in sich teilweise überdeckenden Zeiträumen von 6 Minuten einander ähnlicher sein als in mit zeitlichen Abständen aufeinanderfolgenden kürzeren Zeiträumen (von etwa 2 Minuten). Es gewinnt also sowohl die Forderung nach Gleichwertigkeit der Messungen als auch die nach Gleichzeitigkeit. Die zeitliche Überschneidung von 2 oder 4 Minuten wirkt sich jedenfalls in diesem Sinne aus.

Am 23. 7. 1952 wurde an einem Kleebeet *(Trifolium pratense)* in der Weise die Transpiration gemessen, daß den noch nicht blühenden Pflanzen die einzelnen Blätter bzw. 3-Blatt-Gruppen bei Wechsel der Individuen rein zufällig entnommen wurden. Jede Stunde wurden 3 ineinander geschachtelte Messungen der Transpiration an 3 verschiedenen Blättern vorgenommen. Wie Abbildung 1 zeigt, weichen diese 3 durch eine Vertikale verbundenen Werte der Transpiration und des Wassergehaltes meist ziemlich voneinander ab, sie zeigen eine starke Streuung. Die gestrichelte Kurve ist aus der Verbindung der arithmetischen Mittel der Werte-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tripel entstanden und zeigt die ungefähre Höhe (Niveau) und Tendenz des Tagesganges an. Sie stimmt im wesentlichen mit den Infiltrationsergebnissen überein. Die durch eine Schließbewegung der Stomata bewirkte Einschränkung der Transpiration um die Mittagszeit erfolgt zugleich mit dem Eintritt einer kühlen und feuchteren Westströmung. Für den steilen Transpirationsabfall zwischen 12 und 13 Uhr scheint in erster Linie die Beschattung durch aufkommende Kumulusbewölkung maßgebend zu sein, während die Abkühlung trotz erhöhter Evaporation von etwa 0,65 ccm/h ein Ansteigen der nachmittägigen Transpirationswerte nicht mehr in dem Ausmaß erlaubt wie am Vormittag. Die Übereinstimmung der Mittelwertkurve der Transpiration mit den Infiltrationsergebnissen ist befriedigend.

Das Bemerkenswerte sind aber die schon erwähnten beträchtlichen Streuungen in den Blatttranspirationen sowie in den dazugehörigen Werten des Wassergehaltes. Ein Zusammenhang von Transpiration und Wassergehalt der einzelnen Blätter läßt sich indessen nicht erkennen. Eine gewisse Gegenläufigkeit der Mittelwertkurven von Transpiration und Wassergehalt ist dagegen (auch in den folgenden Beispielen) unverkennbar.

Ebenso wurde am gleichen Tag an dem zwischen den Beeten wuchernden Franzosenkraut *(Galinsoga parviflora)* die Transpiration verfolgt. Auch hier zeigte sich ein sehr deutlicher Rückgang der Transpiration um die Mittagsstunde, begleitet von einer energischen Schließbewegung der Stomata. Hingegen mußte die Wassergehalt-Mittelwertkurve mit ihren Zacken und der großen Streuung der Einzelwerte als unbrauchbar bezeichnet werden.

Erklärungen zu nebenstehenden Abbildungen.

Abb. 1. Streuung der Transpirations- und Wassergehaltswerte einzelner Blätter von *Trifolium pratense*, nicht blühend, 23. 7. 1952. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts pro Minute. Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts. Infiltration bzw. Spaltöffnungszustand von 0 (geschlossen) bis 9 (offen).

--- Kurve der Mittelwerte. B Bewölkung in $^1/_{10}$. T Lufttemperatur in °C.

Abb. 2. Verschiedenartiger Verlauf von Transpiration und Wassergehalt von Blättern dreier artgleicher Pflanzen aus einem Bestand von *Trifolium pratense*, nicht blühend, 18. 7. 1952. —— A-Pflanzen. --- B-Pflanzen. -·-·- C-Pflanzen. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts pro Minute. Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts. Infiltration bzw. Spaltöffnungszustand von 0 (geschlossen) bis 9 (offen). B Bewölkung in $^1/_{10}$. T Lufttemperatur in °C.

Am 28. 7. 1952, einem heißen Sommertag mit aufkommenden Winden und Bewölkung am Nachmittag, wurde in derselben Weise die Transpiration an den blühenden, teilweise schon leicht an-

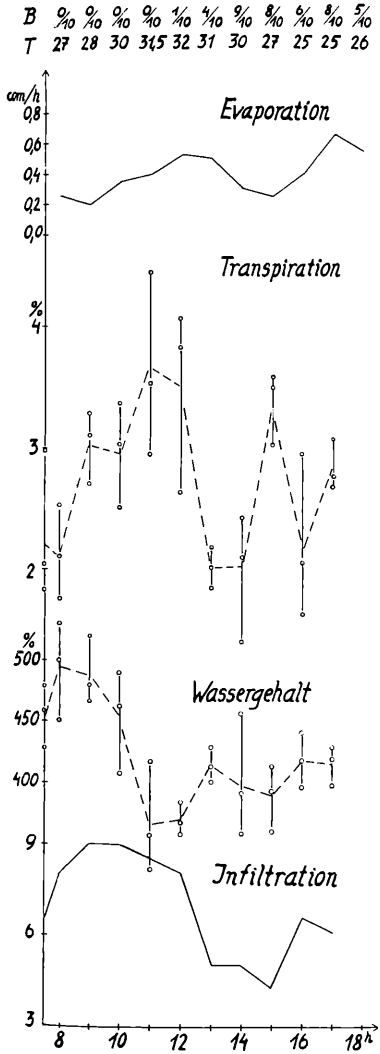

Abb. 1.

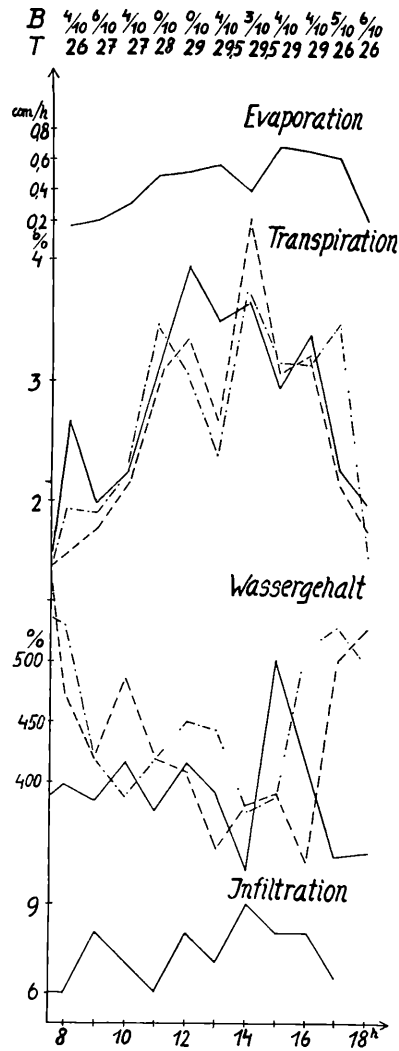

Abb. 2.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gilbenden Erbsenpflanzen gemessen. Wieder stimmt die Mittelwertkurve der Transpiration im wesentlichen mit den Infiltrationsergebnissen überein. Die Einschränkung der Transpiration über die Mittagszeit, noch vor dem Aufkommen von Bewölkung, ist deutlich erkennbar und von einer Schließbewegung der Stomata begleitet. Daß es sich nur um eine Schutzmaßnahme handelt, folgt aus den hohen Evaporationswerten, die am Mittag 1 ccm/h erreichen.

Ebenso wurde am gleichen Tag an einem Beet mit *Medicago* die Transpiration verfolgt. Der Bestand war gleichmäßig entwickelt und stand in Blüte. Die Streuung der Transpirationswerte erreicht hier bereits eine Größe, die das erträgliche Maß überschreitet und die Bedeutung einer „Mittelwertkurve" in Frage stellt. Immerhin kann noch ein zweigipfeliger Verlauf mit mittäglicher Einschränkung herausgelesen werden. Die Übereinstimmung der Transpirationstendenz mit den Infiltrationsergebnissen ist nicht mehr so gut. Der nachmittägige Transpirationsanstieg, vielleicht durch gelegentliches Sichzeigen der Sonne verursacht, gibt sich in ihnen nicht kund.

Als weitere Beispiele seien je 2 Tagesgänge vom 21. und 23. 7. 1952 angeführt. Am 21. 7. 1952, einem warmen, windstillen Tag, erreicht die Evaporation 0,8 ccm/h. Die bereits fruchtende und teilweise angilbende und daher weniger transpirierende Bohne *(Phaseolus vulgaris)* zeigt eine mäßige Streuung der Blatttranspirationen, während für die in Blüte stehende Ackerwinde an 2 Stellen größere Streuungen auftreten. Trotzdem ist aber hier der Zusammenhang mit den Infiltrationsergebnissen deutlicher als bei *Phaseolus*, wo dergleichen überhaupt nicht festgestellt werden kann. Die Gegenläufigkeit am Schluß des Tagesganges von *Convolvulus arvensis* dürfte, wie die festgestellten Streuungen überhaupt, darauf beruhen, daß Transpiration und Infiltration an verschiedenen Blättern gemessen wurden. Die plötzliche Erhöhung des letzten Transpirationswertes von *Phaseolus* wird durch ein verstärktes Hervortreten der schon tiefstehenden und durch leichte Zirrenschleier geschwächten Sonne verursacht, wie dies im Protokoll vermerkt ist.

Das Bemerkenswerte an den Transpirationskurven von *Solanum lycopersicum* vom 31. 7. 1952 sind die geringen Streuungen der Wg- und Tr-Werte bei niedrigem Tr-Niveau; auch ihre Gegenläufigkeit tritt zutage[3].

[3] Im folgenden wird für die Transpiration (in % des Frischgewichtes und pro Minute) nur mehr Tr und für Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) nur Wg geschrieben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Überblicken wir die angeführten Versuche, so erfolgte ihre Beschreibung an den Kurven der Mittelwerte aus jeweils 3 Beobachtungen. Jede einzelne Beobachtung wurde, wie bereits betont, an einem einzigen Blatt — nur bei *Trifolium* und *Medicago* an einer 3-Blatt-Gruppe — gewonnen.

Wäre jene Mittelwertbildung unterblieben, so stünden die jeweils zusammengehörigen 3 Stundenwerte gleichberechtigt neben- bzw. übereinander, und jeder von ihnen hätte bei der Vornahme von nur einer Beobachtung in Erscheinung treten können. Hieraus folgt, daß recht verschiedene Einzelkurven zu erwarten gewesen wären, denn jeder Punkt des ersten Punktetripels hätte mit jedem Punkt des zweiten Punktetripels verbunden werden können usw. Für 2 Punktetripel ergeben sich $3^2 = 9$ Verbindungsmöglichkeiten, für 3 Punktetripel $3^3 = 27$, da jedes Verbindungsstück auf drei Arten seine Fortsetzung finden kann. Da die obigen Tagesgänge 11 Punktetripel (= Stundenwerte) besitzen, würden sich somit $3^{11} = 177.147$ voneinander zum Teil sehr verschiedene Kurven ergeben.

Wie verschieden Transpirationskurven ausfallen können, die auf Grund von Wägungen an einem oder nur wenigen Blättern zusammengestellt wurden, mögen die folgenden Beispiele zeigen. Dabei wurde so vorgegangen, daß während des ganzen Tages möglichst nur an einer Pflanze oder eng umschriebenen Pflanzengruppe die Transpiration verfolgt wurde. Größtes Augenmerk galt dabei der Auswahl der Pflanzen, da ja von vornherein nur an möglichst gleichartigen Pflanzen ein ähnlicher Transpirationsverlauf zu erwarten war.

Die Abbildung 2 zeigt 3 Tagesgänge von *Trifolium pratense* vom 18. 7. 1952. Bei leichten bis mäßigen SW-Winden und wechselnder Stratokumulusbewölkung (Schäfchenwolken) war es warm und diesig. Der üppig entwickelte Klee blühte noch nicht. Es wurden 3 Pflanzengruppen (-büsche) abgegrenzt.

Die Tagesgänge der Kleebuschen stimmen wenigstens in der Tendenz leidlich überein. Die Tr sowie der Wg sind in verschiedener Weise eingezeichnet (——— A-Pflanzen, B-Pflanzen, —·—·— C-Pflanzen). Die B- und C-Pflanzen zeigen eine Übereinstimmung, wie sie unter den gegebenen Bedingungen und den relativ hohen Tr-Werten kaum besser erwartet werden dürfte. Lediglich die A-Kurve zeigt einen etwas höheren Mittagswert. Die Infiltrationsergebnisse lassen sich der Tr von Trifolium recht gut korrelieren.

Die Tagesgänge von *Fagopyrum sagittatum* wurden am selben Tag, jedoch nur an je 1 Pflanze bzw. Sproßsystem mit gemein-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

samer Wurzel, gewonnen. Auch die B- und C-Pflanzen von *Fagopyrum* weisen in ihren Tr-Gängen eine gute Übereinstimmung auf, während die A-Kurve vor allem durch ihren überhöhten Mittagswert die charakteristische Form einer eingipfeligen Kurve erhält. Die Übereinstimmung der Infiltrationsergebnisse mit dem Verlauf der Tr ist ebenfalls gut.

Als weitere Beispiele seien die Tagesgänge von 3 Sojapflanzen vom 17. 7. 1952, einem windstillen Tag mit Haufenwolken am Nachmittag, angeführt. Die noch nicht blühende Soja hatte eine Höhe von 30—40 cm erreicht und eignete sich für diesen Versuch besonders, da die einzelnen buschigen Pflanzen genügend Blätter besitzen, so daß ihnen ein Verlust von 12 Blättern ohne empfindliche Schädigung zugemutet werden darf.

Während die Kurve der C-Pflanze nach steilem Anstieg eine deutliche mittägige Einschränkung aufweist und diese auch bei der B-Kurve noch angedeutet ist, zeigt die A-Kurve nach verzögertem Anstieg ein deutliches mittägliches Maximum. Die Infiltration geht mehr mit der C-Kurve, muß also notgedrungen zu den zwei anderen Tr-Kurven weniger gut passen. Bei den Wg-Kurven ist hingegen die Übereinstimmung von A und C die bessere, besonders was das Minimum am Nachmittag betrifft. Der Zusammenhang mit der Tr ist wieder nur ganz allgemein im Sinne einer Gegenläufigkeit von Tr und Wg gegeben.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Luzerne *(Medicago sativa)* am selben Tag. Aus dem bereits teilweise blühenden Beet wurden 3 Pflanzengruppen markiert und deren Tr verfolgt. Wieder zeigt hier eine Gruppe ein anderes transpiratorisches Verhalten als die beiden anderen. Während die tiefer ansetzende B-Kurve ein mittägliches Maximum erkennen läßt, zeigen die beiden anderen eine mehr oder weniger deutliche mittägliche Einschränkung, der besonders bei der A-Gruppe ein Maximum der Tr am Nachmittag folgt. An den Infiltrationsergebnissen vermißt man den nachmittägigen Abstieg; am ehesten gemahnen sie noch an die A-Kurve. An den Wg-Kurven ist der gemeinsame Abstieg zu einem Minimum am Nachmittag gut ausgeprägt, besonders deutlich bei den im transpiratorischen Verhalten aber verschiedenen Gruppen A und B.

Die Beispiele solcher Art könnten noch erheblich vermehrt werden, wobei die meisten eine noch viel geringere „Übereinstimmung" ihrer Tr- und Wg-Kurven erkennen ließen. Wurde zuerst durch Ineinanderschachtelung der Expositionszeiten das Bestehen größerer Streuungen an den in üblicher Weise gewonnenen Tr-Werten ersichtlich, so bedeuten die 4 letzten Tagesgänge

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bereits einen ersten Schritt zur näheren Erklärung derselben. Bevor indessen jener Weg weiter beschritten wird, noch einige Bemerkungen zu den festgestellten Streuungen überhaupt.

Es ist natürlich zu erwarten, daß völlige Übereinstimmung der Tr-Messungen an 2 Blättern oder Sprossen auch ein und derselben Pflanze und bei Beobachtung aller Vorsichtsmaßregeln schon aus meßtechnischen Gründen nur ein Zufall sein kann. Da alle bis jetzt zitierten Wägungen mit der eingangs beschriebenen Waage vorgenommen wurden, läßt die erreichte Meßgenauigkeit nichts zu wünschen übrig. Wie bereits erwähnt, erfolgte die Ablesung auf Milligramm genau, Zehntelmilligramm wurden noch geschätzt. Über die Güte dieser Schätzungen kann folgende Tabelle Aufklärung geben:

0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	Summe
117	32	19	21	12	47	6	21	21	14	310

310 Wägungen von Frischgewichten im Bereich von 0 bis 1500 mg verteilen sich bezüglich ihrer ersten Dezimale (der geschätzten Zehntelmilligramm) wie die Tabelle zeigt. Sie läßt die fehlerhafte Häufung bei 0,0 und 0,5 gut erkennen. Denn an sich besitzen ja alle Dezimalen die gleiche Wahrscheinlichkeit, bei den Wägungen in Erscheinung zu treten, d. h. es müßte sich eine Gleichverteilung der Wägungen über alle 10 Dezimalen ergeben.

Die Bestimmung der Wägegenauigkeit konnte aber nur mit Hilfe solcher Schätzungen vorgenommen werden. Es ergab sich dabei, daß die bei rund $^1/_{16}$ der Fälle auftretende (größte) Abweichung bei 6 Minuten Expositionszeit und einem Anfangsgewicht von 100 mg in Einheiten der Minutentranspiration durchschnittlich 0,03 (aufgerundet) und bei größeren Anfangsgewichten noch weniger beträgt.

Eine weitere Fehlerquelle technischer Art bildet die Messung der Expositionszeit. Erfahrungsgemäß muß man bei einer Zeitablesung mit einem durchschnittlichen Fehler von ± 0,2 Minuten rechnen, besonders bei Bestimmung des Endgewichtes. Auch hier ist in $^1/_{16}$ aller Fälle mit Abweichungen der Größenordnung von 13% der jeweiligen Minutentranspiration zu rechnen.

Auch diese (seltenen) Abweichungen sind, wenn auch nicht mehr so belanglos wie jene, doch keineswegs imstande, die in unseren Tagesgängen aufscheinenden Abweichungen, die häufig die Größe 1 überschreiten, zu erklären. Da, wie bereits oben betont, größter Wert auf „Gleichzeitigkeit" und „Gleichwertigkeit" der zusammengehörigen Tr-Messungen gelegt, mit anderen Worten auf die Gleichheit der Außenbedingungen besonders geachtet wurde, kann jene Streuung der Tr-Werte nur auf einer Verschiedenheit der inneren Tr-Bedingungen der einzelnen Blätter und Pflanzen beruhen (vgl. Kamp 1930, S. 427, Firbas 1931, S. 586).

2. Versuche zur Analyse der Streuungen der Transpirationswerte.

Wird die Tr an Blättern oder Sproßteilen gemessen, so kommen 2 Fehlerquellen in Betracht:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Intraindividuelle Streuung, das ist die Abweichung der Tr-Werte, verursacht durch die individuellen Besonderheiten der einzelnen Blätter innerhalb ein und derselben Pflanze.

2. Interindividuelle Streuung, das ist die Abweichung der Tr-Werte, verursacht durch die individuelle Besonderheit jeder einzelnen Pflanze.

Ein erster Schritt zur Untersuchung dieser Streuungen wurde bereits mit den Tagesgängen (in Abb. 2) unternommen, welche die Tr dreier Pflanzen oder Pflanzengruppen wiedergeben. Die Aufspaltung bleibt aber unvollständig, weil zwar die interindividuellen Abweichungen deutlich werden, nicht aber die intraindividuelle Streuung, welche unkontrolliert bleibt.

Eine gleichzeitige Kontrolle beider Streuungen wurde nun mit folgenden Versuchen angestrebt. Wieder sind es parallele Tagesgänge an drei Pflanzen oder Pflanzengruppen, die diesmal aber nur aus je 4 Stunden- (= Tripel-) Werten bestehen. Die Abbildung 3 veranschaulicht den Vorgang besser, als Worte es können. Dieses Vorgehen hat zwar den Nachteil, daß die „Tagesgänge" auf vier (Mittel)werte reduziert werden und außerdem die Vergleichswerte der 3 Kurven um je eine Stunde auseinanderklaffen, aber es läßt doch — hierin liegt das Wesentliche — bei Kenntnis der intraindividuellen Streuung die Abweichung der Mittelwertkurven und damit die interindividuelle Streuung zutage treten.

An *Trifolium pratense* (Abb. 3) fällt vor allem das abweichende Verhalten der C-Pflanzen auf, welche schon am Vormittag bei geöffneten Stomata hohe Tr-Werte aufweisen, welche im weiteren Verlauf konstant abnehmen. Dementsprechend erscheint der Wg der C-Pflanzen zuerst erniedrigt, um später dann anzusteigen. Das Beispiel (und auch die folgenden) zeigt ferner, daß die im Tagesgang vom 23. 7. 1952 (Abb. 1) auftretende Streuung im wesentlichen eine intraindividuelle ist, die interindividuellen Unterschiede (= Streuung) indessen sehr viel größer werden können. Auch für das Verhalten des Wg gilt das Gesagte.

Solanum lycopersicum zeigte wieder bei geringerer (intraindividueller) Streuung eine geringere Tr-Intensität. Hier zeigte die A-Pflanze ein abweichendes Verhalten, indem sie bei höherer Tr auch eine große intraindividuelle Streuung aufwies.

Ganz ähnlich fällt der Vergleich der Tagesgänge von *Galinsoga* mit dem vom 23. 7. 1952 aus. Die intraindividuelle Streuung erreicht hier beträchtliche Werte, und auch die interindividuellen Verschiedenheiten sind erheblich. Die stärker behaarte B-Pflanze zeigt wohl infolge eines niedrigeren Tr-Niveaus höhere Wg-Werte,

während bei *Solanum lyc.* (A-Pflanze) die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Man beachte aber, daß diese Zusammenhänge nur an den Mittelwertkurven deutlich werden. Die Beziehung der Tr zum stomatären Verhalten tritt nur bei der B-Pflanze mit der geringeren Tr (bei *Solanum lyc.* deutlich nur an der A-Pflanze) hervor. Wieder ist zu betonen, daß die Infiltrationsergebnisse zwar von derselben Pflanze, aber von anderen Blättern stammen, woraus sich wie auch andernorts sonst unverständliche Abweichungen, ja Gegenläufigkeiten erklären mögen.

An *Phaseolus*, *Convolvulus* und *Medicago* führt der Vergleich mit den früheren Beispielen im wesentlichen zu denselben Ergebnissen. Bei *Soja hispida* ist das Auseinanderklaffen der Tr-Gänge zwischen verschiedenen Pflanzen bei relativ geringer innerer Streuung besonders eindrucksvoll. Es zeigt, wie gefährlich hier ein Wechsel der Individuen werden kann. Würde man sich die Mittelwerte der Reihe nach verbunden denken, so käme eine jener Kurven zustande, die mit ihren zahlreichen und ungereimten Zacken, Fieberkurven vergleichbar, den Kummer mancher Ökologen bilden.

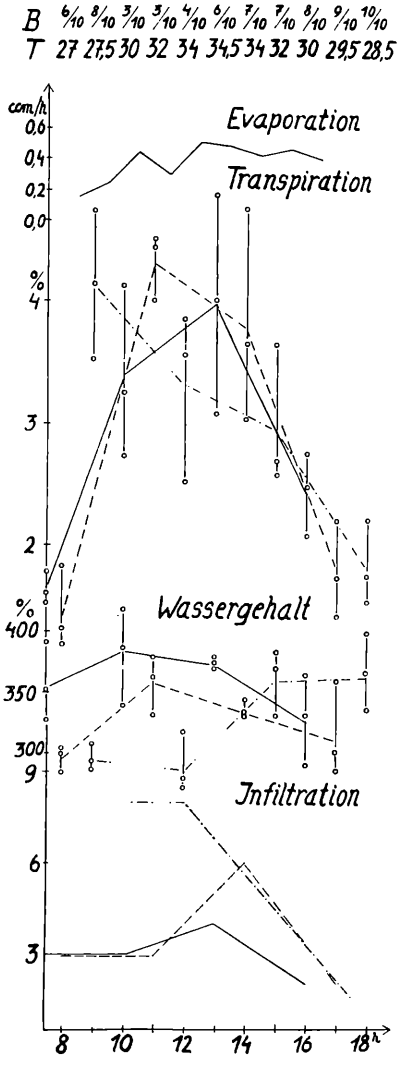

Abb. 3. Streuung der Transpirations- und Wassergehaltswerte von Blättern dreier artgleicher Pflanzen aus einem Bestande von *Trifolium pratense*, blühend, 7. 8. 1952. —— A-Pflanzen. - - - B-Pflanzen. -·-·- C-Pflanzen. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts pro Minute. Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichtes. Infiltration bezw. Spaltöffnungszustand von 0 (geschlossen) bis 9 (offen). B Bewölkung in $^1/_{10}$. T Lufttemperatur in °C.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Versuch mit *Medicago*

Nr.	Zeit	Anfg.	Endg.	Δ	Expz.	Tr/min	Tr/Fg
1	2	3	4	5	6	7	8
1	15h 50,1—53,2	48,5	42,5	6,0	3,1	1,94	4,00
	—56,2		38,9	3,6	3,0		
2	51,1—54,3	81,8	70,5	11,3	3,2	3,54	4,33
	—57,4		64,6	5,9	3,1		
3	16h 03,5—07,0	108,7	94,1	14,6	3,5	4,17	3,85
	—10,0		83,9	10,2	3,0		
4	04,7—07,9	131,9	115,1	16,8	3,2	5,25	3,98
	—12,0		102,0	13,1	4,1		
5	19,0—22,5	169,0	145,9	23,1	3,5	6,61	3,91
	—25,8		130,4	15,5	3,3		
6	19,9—23,9	196,1	166,6	29,5	4,0	7,40	3,77
	—27,0		145,9	20,7	3,1		

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auch äußerlich gleichartige Blätter ein und derselben Pflanze noch recht verschieden stark transpirieren können (vgl. Kamp 1930, S. 428), die intraindividuelle Streuungsbreite der Tr also erheblich und für die jeweilige Spezies charakteristisch ist. Pflanzen (oder Spezies) mit geringerem Tr-Niveau zeigen im allgemeinen auch eine geringere Streuung der Blatttranspiration.

Die Größe der Streuung der Blatttranspiration ist also, soweit sich dies aus den vorliegenden Beobachtungen beurteilen läßt, nicht überall gleich. Geringere Streuung zeigen zum Beispiel *Solanum lycopersicum* (auch geringere Transpirationsintensität), *Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense, Pisum sativum* und *Fagopyrum sagittatum,* während *Medicago sativa, Galinsoga parviflora, Convolvulus arvensis* und *Soja hispida* eine vergleichsweise stärkere Streuung erkennen lassen. Somit können zur Transpirationsmessung mit einer differentiellen Methode (Blättchenmethode) unter den oben genannten Pflanzenarten die zuerst angeführten noch am ehesten empfohlen werden.

Schon bei 3 äußerlich gleichartigen Pflanzen derselben Spezies ließen sich bedeutende Unterschiede sowohl im Niveau wie in der Gestalt der Tr-Tagesgänge erkennen. Die dadurch

sativa vom 21. 7. 1953.

Tg	Tr/Tg	Wg (mg)	Wg	ΔΔ *	E	Obfl.	OE
9	10	11	12	13	14	15	16
11,9	16,3	36,6	308			2,0	0,34
				2,20	38		
21,0	16,9	60,8	290			3,9	0,37
				4,89	46		
28,0	14,4	80,7	288			4,9	0,34
				2,30	18		
34,4	15,2	81,4	236			5,5	0,32
				6,20	38		
42,0	15,7	103,9	247			7,2	0,34
				5,70	29		
48,0	15,4	118,6	248			9,9	0,41
				2,60	12		

* Das ist die Differenz der auf 3 Minuten umgerechneten Δ.

hervorgerufene interindividuelle Streuung der Tr-Werte kann dabei ein Ausmaß erreichen, daß die mit der Blättchenmethode gewonnenen Tagesgänge in Frage gestellt werden.

3. Versuche zur Individualität des Blattes in bezug auf seine Transpiration. (Intraindividuelle Streuung.)

Die im obigen mitgeteilten und diskutierten Versuche aus dem Sommer 1952 wurden im nächsten Jahr an derselben Stelle fortgesetzt. War bisher die Tatsache der zweifachen Streuung der Tr-Werte als solche festgestellt worden, so zielten die Versuche im Sommer 1953 hauptsächlich auf eine Erklärung dieser Streuungen sowie auf die daraus zu ziehenden Schlußfolgerungen hin.

Zur näheren Kennzeichnung der individuellen Eigenheit eines bestimmten Blattes oder einer bestimmten (krautigen) Pflanze eignet sich wohl nichts so gut wie das Alter, denn die Physiologie lehrt uns, daß die Transpiration für gegebene Umweltsbedingungen ein Ausdruck der Konstitution der Pflanze ist. Die Konstitution ändert sich aber laufend in den von der Art bedingten Grenzen, weshalb die Pflanze nicht an eine in einem bestimmten Stadium angenommene Konstitution gebunden ist. Jugendblätter können eine andere Konstitution als Altersblätter haben: Zwar ist das

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Alter nicht das einzige Bestimmungsstück der individuellen Ausprägung des Blattes, zweifellos aber das methodisch einfachste. Als Ausdruck des Alters kann entweder die Insertionshöhe oder aber die Größe bzw. das Gewicht des Blattes angegeben werden. Manche Pflanzen weisen allerdings in einer bestimmten Höhe über der Basis ein Maximum der Blattgröße und -gewichte auf. In diesen Fällen wurde bei den vergleichenden Transpirationsmessungen jedoch nur bis zu diesen größten Blättern gegangen. In meinen Tabellen sind daher die schwersten Blätter immer auch die ältesten.

Im einzelnen ging ich nun so vor, daß ich einer Pflanze, von oben beginnend, eine Reihe von Blättern entnahm. Die Wägungen folgten in mehreren Dreier-Schachtelungen möglichst rasch aufeinander. Die Expositionszeit betrug 2×3 Minuten, das heißt, der 2. Wägung nach etwa 3 Minuten Expositionszeit folgte nach weiteren 3 Minuten eine dritte Wägung, so daß die Veränderung der Tr in eben diesen Zeiträumen festgestellt werden konnte.

Nach Beendigung der Wägearbeit wurde der Umriß der Blätter durch Umfahren mit Bleistift festgehalten und später mit einem Polarplanimeter ausgemessen. Als Beispiel der Protokollierung möge der Versuch mit *Medicago* vom 21. 7. 1953 dienen (siehe Seite 676, 677).

Bevor aber auf die Versuchsergebnisse selbst eingegangen wird, sollen noch das Protokoll und die darin verwendeten Begriffe erläutert werden. Es bringt von links nach rechts in der Reihenfolge ihrer Erfassung die gemessenen Daten (Spalte 2, 3, 4, 9 und 15) sowie die daraus berechneten Größen (in den übrigen Spalten). Unter ihnen verdienen das Frischgewicht in Milligramm als Reihungsprinzip (= Fg), die Minutentranspiration in Prozenten des Frischgewichtes (= Tr/Fg) und in Prozenten des Trockengewichtes (= Tr/Tg), der Transpirationsabfall in Prozenten (= E), der Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichtes (= Wg) und die Oberflächenentwicklung (Ober- und Unterseite des Blattes in Quadratzentimeter pro Milligramm Trockengewicht) (= OE) als Ergebnisse besondere Beachtung.

Von nun an werden die in ( ) angeführten Abkürzungen auch im Text gebraucht. Wie bereits erwähnt und auch aus dem Protokoll in Spalte 4 ersichtlich, wurde bei ungefähr gleicher Expositionszeit (etwa 3 Minuten) eine 3. Wägung vorgenommen. Nachdem die Wasserabgabe in Spalte 5 als Differenz der Wägungen berechnet und auf eine Expositionszeit von 3 Minuten umgerechnet worden war, wurde aus diesen (korrigierten) Tr-Werten ihre Differenz berechnet und in Spalte 13 eingetragen. Diese Diffe-

renzen, dividiert durch den Tr-Wert der ersten drei Minuten und mit 100 multipliziert, ergeben das in Spalte 14 aufscheinende Abnahmeprozent der Tr (= E) auf die folgenden 3 Minuten.

Ich folge hier dem Beispiele Stockers (1943), wenn ich nicht nur die Höhe der Tr nach der Huberschen (Blättchen)-methode, sondern auch das Verhalten der Transpiration nach dem Abschneiden beachte. Auch von anderen Autoren (Nichiporovich 1926, Stocker 1929, besonders ausführlich Schratz 1931 und Pfleiderer 1933, Fakuda 1935 und Hygen 1951 versuchten eine mathematische Formulierung des Tr-Abfalles, Rouschal 1938) wurde dieser Tr-Abfall vielfach festgestellt, meist zur Bestimmung der zulässigen Expositionszeit.

Meine Beobachtungen gibt die Abbildung 4 wieder. Die einzelnen Blätter wurden, an dem Waagebalken hängend, der Sonne exponiert und nach jeder Minute die Gewichtsabnahme bestimmt. Der etwa 8 Minuten dauernde Versuch wurde hierauf an zwei ähnlichen Blättern wiederholt, so daß die drei Kurven noch miteinander vergleichbar sind. Der Übersichtlichkeit halber wurden in den Kurvendarstellungen dieser Abbildungen statt der vielfach üblichen Treppenkurven des Tr-Abfalles einfache Kurven gezeichnet.

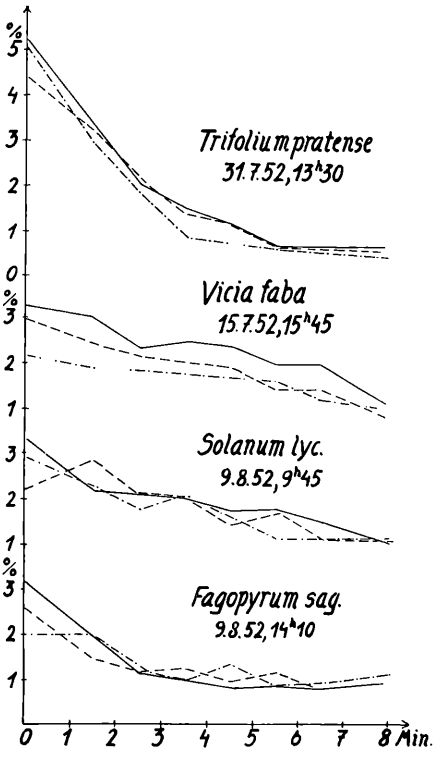

Abb. 4. Transpiration von Blättern im Laufe von 8 Minuten nach dem Abschneiden, gemessen an je drei Blättern einer Pflanze. —— 1. Blatt. - - - 2. Blatt. 3. Blatt. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts pro Minute.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bemerkenswert ist, daß nur einmal, und zwar bei *Soja hispida*, ein deutliches Auseinanderweichen in der Tendenz des Abfalls zu bemerken ist. Die bei einigen Kurven (besonders *Galinsoga*) auftretenden Zacken dürften teils in Bestimmungsfehlern (vgl. Kamp 1930, S. 428), teils in der ja immer vorhandenen Turbulenz der Atmosphäre ihre Ursache haben.

Bereits Stocker (1943) hat diesen Transpirationsabfall zur Charakterisierung der festgestellten Tr-Werte herangezogen, indem er die Wasserabgabe der am Waagebalken hängenden Pflanzenteile nach einigen Minuten abermals feststellte und diese meist kleineren Tr-Werte ins Diagramm aufnahm. War dieser Rückgang der Tr besonders groß, so wurde dies als Zeichen einer „Anspannung" in der Wasserversorgung der Pflanze angesehen (vgl. auch Repp 1941, 1942).

Um jenen Tr-Abfall in möglichst einfacher Weise zu bekommen und ihn vergleichbar zu machen, habe ich den skizzierten Weg zum Abnahmeprozent der Tr eingeschlagen. Der dort gemachte Vorschlag, die drei Wägungen in Abständen von etwa 3 Minuten aufeinanderfolgen zu lassen sowie die Differenzen der Wägungen auf eine Bezugsbasis von 3 Minuten umzurechnen, hat sich bewährt. Es muß allerdings betont werden, daß der so „normierte" Abfall, wie ein Blick auf die Abbildung 4 lehrt, nur eine verhältnismäßig grobe Wiedergabe des tatsächlichen Tr-Verlaufes darstellt.

Auf dieselbe Weise hat bereits Schratz (1931) den Tr-Abfall als eines der Probleme der Wägungsmethoden (vgl. die Bemerkung auf S. 667) einer ausführlichen Analyse unterzogen. Er benützte hiezu aber nicht das Abnahmeprozent, sondern sein Supplement auf 100 und bezeichnete diese Größe als Abweichungsquotient. Dies erklärt sich aus seiner Problemstellung, die im Tr-Abfall nur ein die Ergebnisse der Wägungsmethoden störendes Moment und weniger ein Kennzeichen für das transpiratorische Verhalten der Pflanze oder des Pflanzenteiles erblickte.

Nun stellt sich jener Tr-Abfall infolge einer hydroaktiven Schließbewegung (Stålfelt 1929, 1932) der Stomata ein, deren Ursache in dem transpiratorischen Wasserverlust bei gesperrtem Wassernachschub zu suchen ist. Incipient drying der kutikulären Tr hat nach Stålfelt (1932) und Pfleiderer (1933) und Hygen (1951) keinen wesentlichen, beginnendes Austrocknen der Interzellularwände überhaupt keinen Einfluß auf den Tr-Abfall. Es liegt daher der Gedanke nahe, diesen Wasserverlust als Maß für den Tr-Abfall zu benützen. Denn es kann nicht gleichgültig sein, ob ein bestimmter Tr-Abfall durch einen geringeren oder

durch einen größeren Wasserverlust hervorgerufen wird. Im ersten Fall ist man berechtigt, von einer größeren „Empfindlichkeit" des Blattes in bezug auf Wasserverlust durch Transpiration zu sprechen als im zweiten Fall.

Gerade das aber leistet das Abnahmeprozent der Tr, welches angibt, um wieviel Prozent die Tr der zweiten 3 Minuten kleiner ist als die gleich 100% gesetzte Tr der ersten 3 Minuten. Ich nenne daher mit einem Terminus Stockers (1948) diese Größe die hydrische Empfindlichkeit oder kurz die Empfindlichkeit (= E) des Blattes. Sie ist ein Ausdruck für die Empfindlichkeit der Schließbewegungen der Spaltöffnungen auf Grund eines bestimmten Wasserverlustes durch Transpiration.

4. Vergleichende Transpirationsmessungen an Blättern einer Versuchspflanze.

Diese Versuche wurden an 10 Versuchspflanzen (Solanum lycopersicum, Solanum nigrum, Galinsoga parviflora, Fagopyrum sagittatum, Phaseolus vulgaris, Vicia faba, Soja hispida, Pisum sativum, Medicago sativa und Trifolium pratense) vorgenommen. Die Transpirationswerte pro Fg und Tg beziehen sich jeweils auf 1 Minute, errechnet aus dem Wasserverlust der ersten 3 Minuten Exposition. Zur Bestimmung der Empfindlichkeit (E) wurden dieselben Blätter noch weitere 3 Minuten exponiert und neuerlich gewogen.

Die Blätter beider Versuchspflanzen jeder untersuchten Art sind fortlaufend numeriert, wobei die jeweilige erste Nummer (auch der zweiten Pflanze) das jüngste, die letzte Nummer das älteste Blatt bezeichnet.

Nur das Tg und die OE können wenigstens für die Dauer eines Tages als konstant angesehen werden, während die Tr und der Wg (bei Schönwetter) einen wohl ausgeprägten Tagesgang aufweisen. Wie es sich mit dem Abfall bzw. der Empfindlichkeit verhält, kann noch nicht gesagt werden, da noch keine diesbezüglichen Beobachtungen vorliegen. Eine gewisse Beziehung des Abweichungsquotienten (= 100 — E) einer bestimmten Pflanze (Pflanzenteiles) zum Dampfdruckpotential sowie zur anfänglichen Transpirationsintensität wurde schon von Schratz (1931) nachgewiesen. Jedenfalls ist es wichtig, daß die Versuchsdauer so kurz wie möglich (vgl. Schratz 1931, Pfleiderer 1933) gehalten wird.

Die OE weist in beiden Reihen nicht ohne Sprünge eine deutliche Abnahme auf, eine Folge der Verdickung der Blätter mit zunehmendem Alter. Wie die auffallend starke und kontinuierliche Zunahme des Wg mit dem Größerwerden der Blätter beweist, handelt es sich hiebei um eine Vergrößerung des Sukkulenzgrades, d. h. die älteren (größeren) und daher tiefer inserierenden Blätter verbinden ihre für die Wasserversorgung günstigere Lage mit einer besseren Wasserspeicherung durch eine absolute und relative Vergrößerung der mit Zellsaft gefüllten Vakuolen.

Soll nun der Zusammenhang von Wg und Tr studiert werden, so darf die Tr nicht allein auf das Fg bezogen werden, da sonst die beiden Größen nicht unabhängig sind. Eine Vergrößerung des Wg hat automatisch einen Rückgang der auf das Fg (= Tg + Wg) bezogenen Tr zur Folge. Wenn daher im folgenden im Zusammenhang mit dem Wg von der Tr die Rede

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ist, so handelt es sich immer um die auf das Tg bezogene (Tr/Tg). Als Bindeglied zum früheren ist aber auch die Tr in Prozenten des Fg (Tr/Fg) in die abgekürzten Tabellen aufgenommen worden.

a) Solanum lycop.

22. VII. 1953, 14.39 Uhr bis 15.37 Uhr, blühend mit grünen Früchten.

	Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
jüngstes	1	27,1	1,0	5	403	50	0,48
	2	42,3	1,47	7,2	392	75	0,44
	3	73,5	1,03	5,6	440	64	0,41
	4	135	0,54	3,2	465	49	0,45
	5	281	1,02	6,1	499	62	0,41
	6	443,5	0,69	4,7	585	22	0,34
	7	593,5	0,64	4,5	570	53	0,43
ältestes	8	809,2	0,73	4,9	631	21	0,39

23. VII. 1953, 13.29 bis 14.22 Uhr, blühend mit grünen Früchten.

	Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
jüngstes	9	31,6	1,84	9,7	429	55	0,5
	10	47	1,06	5,3	395	14	0,46
	11	85,1	1,89	10,7	467	38	0,43
	12	180,8	1,39	8,7	524	25	0,43
	13	325,1	1,96	12,8	559	73	0,45
	14	402,4	1,31	8,9	580	44	0,47
	15	652,8	2,17	14	495	32	0,39
ältestes	16	884,7	0,43	3	600	21	0,37

Da man nur an dem einen Versuch vom 22. 7. 1943 mit *Solanum lycopersicum* eine schwache Gegenläufigkeit von Tr und Wg erkennt, mag es sich bei der Zunahme des Wg zum Teil auch um Rückstauung des Wassers, verursacht durch die geringere Tr der älteren Blätter, handeln. Besonders deutlich wird dies an den beiden letzten Blättern (7 und 8). Bezeichnenderweise vermag die hohe Tr von Blatt 15 den Wg nur auf einen Wert zurückzudrängen, der immer noch um 100 höher ist als der vom Blatt 9 mit seiner geringen Tr. Die höhere Tr der großen und weiter unten inserierenden Blätter ist wahrscheinlich durch die leichtere Wasserversorgung mitbedingt. Die starken Sprünge benachbarter Tr-Werte (intraindividuelle Streuung) lassen Besonderheiten der einzelnen Blätter erwarten, die sich auch in der Empfindlichkeit (E) ausdrücken werden.

Die (hydrische) Empfindlichkeit ist eine Größe, welche die Reaktionsbereitschaft oder das Reaktionsvermögen der Spaltöffnungen auf transpiratorischen Wasserverlust beschreibt. Eine schlechtere Wasserversorgung wird die Reaktionsbereitschaft im Sinne einer Schließbewegung begünstigen, u. zw. nach Maßgabe des jeweils vorhandenen Reaktionsvermögens. Dieses wieder hängt in erster Linie von Zahl und Zustand der Spaltöffnungen bzw. vom Alter und Zustand des Blattes ab.

Die deutliche Abnahme von E bei beiden *Solanum-lycop.*-Pflanzen geht wohl hauptsächlich auf die bessere Wasserversorgung der großen Blätter zurück. Dies würde nach Stocker (1943) auf eine höhere Anspannung der stärker transpirierenden jungen Blätter schließen lassen, was auch im Einklang mit ihrem geringen Wg steht. Während an E eine gewisse Gleichsinnigkeit mit den Tr-Werten unverkennbar ist (hohe Tr steigert die Anspannung in der Wasserversorgung und damit die hydrische Empfindlichkeit), zeigt das sehr wenig transpirierende Blatt 4 eine immer noch große Empfindlichkeit. Ganz ebenso verhält es sich mit Blatt 7, das ebenfalls, verglichen mit den ganz anders reagierenden Nachbarblättern, dünner (zarter) ist.

b) Solanum nigrum

17. 7. 1953, 15.51 bis 16.37 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	37,1	1,7	6,5	283	60	0,34
2	54,1	1,05	4	284	22	0,33
3	121	1,79	7,8	332	65	0,36
4	180,2	1,07	5,1	375	41	0,41
5	416,2	1,82	9,2	405	68	0,40
6	786	0,93	5,2	462	54	0,43
7	1298	0,56	3,4	506	45	0,43
8	1764	0,51	3,1	511	28	0,42

22. 7. 1953, 8.47 bis 9.22 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
9	34	2,35	11,4	385	63	0,34
10	80,3	1,21	6,4	415	45	0,36
11	209,9	1,96	11,3	425	52	0,43
12	336,8	2,08	11,6	458	38	0,40
13	629	2,43	14	479	19	0,38
14	803	1,87	11,8	535	28	0,41

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wieder besitzen an beiden Pflanzen die größeren Blätter wohl infolge ihrer besseren Wasserversorgung und -speicherung einen viel höheren Wg. Nur die erste Pflanze läßt mit steigendem Fg eine Abnahme der Tr (und weniger deutlich der E) und damit eine gewisse Proportionalität von Tr und E (vgl. Blatt 2) erkennen. An der zweiten Pflanze ist eine solche nur mehr an den kleineren Blättern erkennbar. Hingegen fällt hier die starke Abnahme der E an den größeren Blättern auf. Wieder entspricht der stärkeren Anspannung der Jungblätter ein geringerer Wg. Lediglich Blatt 10 fällt aus dieser Regelmäßigkeit heraus. Überhaupt sind bei Solanum nigrum die intraindividuellen Streuungen der Tr und E ziemlich groß.

Die OE zeigt diesmal ein Ansteigen mit dem Alter; die Blätter werden dünner, was aber die Abnahme der E nicht hindert.

c) *Galinsoga parviflora*

22. 7. 1953, 10.59 bis 11.56 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	29,9	3,24	18	455	79	0,70
2	30,7	2,93	15	413	37	0,60
3	58,3	3,44	17,1	399	74	0,60
4	61,5	3,59	18,3	412	77	0,67
5	89,1	4,3	21,4	398	63	0,62
6	227,8	2,19	11,1	406	59	0,50
7	264,7	3,54	17,9	406	55	0,52
8	303,5	4,76	23	370	53	0,58
9	444,2	2,06	10,9	429	31	0,45

9. 7. 1953, 13.22 bis 13.50 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
10	24	2,58	12,1	371	45	—
11	68,1	2,64	13,4	390	44	—
12	126,5	2,8	14,2	406	39	—
13	233	1,82	11,3	507	18	—

Die OE der kleinen Blätter ist sehr hoch und nimmt mit der Größe der Blätter ständig ab. Bei der 2. Pflanze (OE nicht gemessen) nimmt der Wg in auffallender Weise zu, was für eine Zunahme des Sukkulenzgrades sprechen würde. Der Wg des ältesten Blattes der ersten Pflanze zeigt Stauwirkung infolge geringer Transpiration, der vom Blatt 8 hingegen Wasserverlust, vermutlich als Folge höherer Transpiration. Wieder ist besonders an der 2. Pflanze eine Abnahme der E ersichtlich, wobei sich dem letzten Blatt (auch der zweiten Pflanze) eine Alterserscheinung in Form einer

gleichzeitigen Erniedrigung von E und Tr überlagern mag. Außer an diesen beiden Blättern und andeutungsweise an Blatt 2 kann keine Proportionalität von Tr und E festgestellt werden.

d) Fagopyrum sagittatum

21. 8. 1953, 13.40 bis 14.08 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	9,9	2,70	11,7	330	18	0,70
2	17,9	1,93	8,1	316	22	0,70
3	101	0,79	3,8	381	34	0,50
4	228	0,69	3,7	436	23	0,64
5	513,3	0,25	1,5	491	— 62	0,54
6	1004	0,34	2,4	602	— 28	0,45

3. 9. 1953, 15.34 bis 15.59 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
7	45	1,11	5	350	42	0,50
8	115,1	0,35	1,7	376	— 9	0,55
9	203,8	0,31	1,5	366	— 11	0,44
10	342,7	0,24	1,4	467	41	0,60
11	711	0,23	1,4	521	— 44	0,54

Die Abnahme der OE mit dem Alter gilt auch für die 1. Pflanze von *Fagopyrum,* für welche auch die Zunahme des Sukkulenzgrades am deutlichsten ist. Die Tr der größeren Blätter muß denn auch in Anbetracht des sehr heißen und trockenen Wetters als sehr niedrig bezeichnet werden. Nur die ganz jungen Blätter 1, 2 und 7 transpirieren bei relativ geringer E kräftig. Mit dem Rückgang der Tr bleiben die E-Werte gleich (Blatt 3, 4 und 10) oder werden negativ. Stauung des Wassers durch verminderte Tr ist mitbeteiligt an starker Erhöhung des Wg in den ältesten Blättern (5, 6, 10, 11).

Negative E-Werte bedeuten eine Zunahme der Transpiration nach dem Abschneiden. Das Ansteigen der Tr nach dem Abschneiden des Blattes (oder Pflanzenteiles) wurde somit auch hier bei bestimmten Pflanzen (Fag., Phas., Vicia, Soja) in manchmal recht erheblichem Ausmaße (vgl. Blatt 5, 11) festgestellt. Ähnliche Beobachtungen machten schon Darwin (1897), Knight (1916) und andere (in Burgerstein, II. Teil) sowie Iwanoff (1928), Kamp (1930), Firbas (1931), Stålfelt (1929 a, b, 1932), während Arland (1929), Stocker (1929), Schratz (1931), Rouschal (1938), Pisek und Berger (1938) und Hygen (1951) keinen solchen Anstieg beobachten konnten. Letztere erklärten sich diese abweichenden Ergebnisse

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aus Beleuchtungsschwankungen und aus der Verschiedenheit der zur Untersuchung gelangten Pflanzenarten. Ferner soll nach Philipp (1931) der Anstieg besonders bei krautigen Pflanzen auftreten.

Wurde bisher die Empfindlichkeit als eine Größe angesehen, die geeignet ist, die Reaktionsbereitschaft bzw. das Reaktionsvermögen des Spaltöffnungsapparates und damit in gewisser Hinsicht des ganzen Blattes zu charakterisieren, so läßt sie sich auch als negative Größe (bei Ansteigen der Tr nach dem Abschneiden) in diesem Sinne verwenden.

Bei Burgerstein (II. Teil, S. 50) findet man die Hypothese (auf Kamerling 1914 zurückgehend), daß bei gesperrter Wasserzufuhr der Turgor der die Schließzellen umgebenden Zellen rascher nachläßt als der Turgor der Schließzellen selbst. Dadurch soll ein vorübergehendes Öffnen der Spalten hervorgerufen werden. Durch das Nachlassen des Turgors der Epidermiszellen wird mehr Raum, die Schließzellen können sich ausdehnen und öffnen dadurch die Stomata. Auch bei Benecke und Jost steht der Satz: „... daß die Öffnungsweiten der Spalten nicht allein von dem osmotischen Wert der Schließzellen, sondern auch von dem Gegendruck der Nachbarzellen abhängt.“ Fr. Weber (1928) hat bei seinen Versuchen mit krautigen Gewächsen festgestellt, daß für das extrem weite Öffnen der Stomata welkender Blätter in erster Linie der Turgeszenzverlust der Epidermiszellen verantwortlich ist. Das gleiche zeigte Knight (1922) bei einer Pflanze, die, aufs Potometer gesetzt, bei Absperren der Wasserzufuhr durch Zudrehen eines Hahnes eine Öffnungsbewegung der Spalten erkennen ließ.

Iwanoff (1929), der auch einen Anstieg der Tr bei abgeschnittenen Bäumchen (Pinus, Picea, Quercus) fand, führt an, daß möglicherweise beim Abschneiden durch Beseitigung der Zugspannung, die nach der Kohäsionstheorie im Füllwasser der Leitbahnen in der Pflanze entsteht, den Zellen der Umgebung mehr Wasser zur Verfügung steht. Die hiemit verbundene Zunahme der Turgeszenz wird auf eine Erweiterung der Spaltöffnungen hinwirken, so daß eine vorübergehende verstärkte Wasserabgabe die Folge sein kann. Kamp (1930) fand an Blättern von 29 unter 30 untersuchten Arten (einheimischen und tropischen Kräutern und Bäumen sowie einigen Hartlaubgewächsen) regelmäßig einen recht bedeutenden Tr-Anstieg mit einem Maximum nach 3 bis 4 Minuten und erklärte ihn (soweit nicht überhaupt vormittägiger Tr-Anstieg mit im Spiele ist) auf dieselbe Weise.

Nach Stålfelt (1932) besitzen in ruhiger Luft die geringen Öffnungsweiten der Stomata die eigentliche regulatorische Wirkung, weshalb direkte optische Kontrolle der Spaltöffnungen nur bedingten Wert hat (vgl. Pisek und Berger 1938, S. 127). Bei Windgeschwindigkeiten von 10 m pro Sek. ist allerdings das Verhältnis von Spaltenweite und Tr bereits linear (Huber 1930, Stålfelt 1935). Eine stärkere Zunahme der Tr während der ersten 6 Minuten nach dem Abschneiden der Blätter würde demnach geringe Spaltenweiten voraussetzen. In der Tat sind die bei negativer E auftretenden Tr-Werte auffallend gering, jedoch nicht so, daß völliger Spaltenschluß (kutikuläre Tr allein) angenommen werden könnte. Es scheint so zu sein, daß zur Erzielung eines Tr-Anstieges unmittelbar nach dem Abschneiden der Pflanze oder des Pflanzenteiles sowohl die Aufhebung der Kohäsionsspannung als auch eine verschieden rasche Deturgeszenz der Blattepidermis beitragen kann.

Bezeichnenderweise finden sich diese „Passiv“-Blätter in deutlicher Ausprägung fast nur am Anfang oder Ende unserer Blattreihen bzw. unter jungen (Firbas 1931, S. 583, macht dieselbe Beobachtung an jungen

Lepidium-Pflanzen) oder schon alternden Blättern (vgl. auch die folgenden Serien).

Bei den jungen Blättern könnte an ein Überwiegen des Kohäsionseinflusses gedacht werden, einmal, weil die höherstehenden und meist auch stärker transpirierenden Blätter eine höhere Kohäsionsspannung in den Gefäßen erwarten lassen, andererseits aber ihre zwar dünnere, aber chemisch und strukturell anders geartete Kutikula (Bergen 1904, Koketsu 1929, Kamp 1930 und Stålfelt 1932) gegen Wasser undurchlässiger ist als die dickere der älteren Blätter.

e) Phaseolus vulgaris

5. 8. 1953, 14.37 bis 15.16 Uhr, noch nicht blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	19,5	1,65	7,7	365	—	0,43
2	33	1,31	6,3	376	10	0,37
3	76	0,88	4,3	390	10	0,39
4	90	1,31	6,2	374	1	0,42
5	124,8	1,23	5,8	371	—3	0,45
6	181,2	2,2	11,3	414	54	0,54
7	272	2,01	10,7	435	42	0,49
8	492,7	1,73	9,7	460	41	0,56
9	698,3	1,57	9,2	482	42	0,52
10	1036	1,1	5,5	400	22	0,51
11	1195	1,84	9,6	422	41	0,33

10. 8. 1953, 13.39 bis 14.34 Uhr, aufblühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
12	38,5	0,81	4	401	—90	0,31
13	64,1	1,26	6,8	440	—23	0,29
14	87,3	2,54	12,7	399	13	0,41
15	189,5	3,5	17,9	412	29	0,54
16	318,1	1,79	9,9	456	71	0,52
17	652	2,1	10,7	406	—3	0,5
18	941,7	2,25	11,7	420	42	0,45
19	1437	1,76	11,3	450	44	0,46
20	1524	2,56	12,9	404	48	0,35
21	1864	0,46	2,5	450	—100	0,40
22	2178	1,72	8,9	420	32	0,39

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Was nun die alternden Blätter anlangt, so scheint für sie die andere Ursache stärker ins Gewicht zu fallen. Das Auftreten einer stärkeren Deturgeszenz der Epidermiszellen ist möglich, da ihre Kutikula zwar dicker, aber trotzdem wasserdurchlässiger ist (vgl. oben), zumal bei alternden Blättern an ein Schadhaftwerden der kutikulären Abdichtung gedacht werden kann.

Schließlich und endlich kann auch eine die Schließbewegung verzögernde Spalteninsuffizienz (vgl. Welten 1933, S. 157, Pisek u. Berger 1938, S. 129, von letzteren z. B. an Caltha als Artspezifikum festgestellt) besonders an alternden Blättern in Form einer Verzögerung des Abfalls mitbeteiligt sein.

„Passiv-Blätter" (vgl. die Bezeichnung „Aktiv-Blätter" bei Pisek u. Berger 1938, S. 128) nenne ich sie deshalb, weil die schon von Darwin (1897), Laidlaw u. Knight (1916) und Knight (1922) festgestellte und von Stålfelt näher untersuchte Öffnungsbewegung der Stomata, soweit sie an ihnen auftritt und die Tr beeinflußt, (hydro-)passiver Natur ist.

Eine solche Öffnungsbewegung wird sich im allgemeinen (vgl. oben) um so stärker in einer Erhöhung der Tr auswirken, je geringer die Spaltenweiten sind (Seybold 1930, Stålfelt 1932). Je geringer daher die Tr dieser Blätter (vgl. auch die Kurven bei Kamp 1930, S. 433, Firbas 1933, S. 584, Stålfelt 1932, S. 33 und 48, und Pfleiderer 1933, S. 309 ff.) bei ausreichender Wasserversorgung ist (ein höherer Wert der Zweitmessung der Tr gilt bei Stocker 1944 als Zeichen einer stabilisierten Wasserbilanz), um so stärker kann ihr Tr-Anstieg werden (negative E-Werte z. B. Blatt 5 und 11) und um so später wird der letzten Endes auch hier fällige Tr-Abfall einsetzen.

Im übrigen gelang es Philipp (1931) an älteren Betarüben (ganzen über dem Erdboden abgeschnittenen Pflanzen) nachzuweisen, daß ihr Tr-Anstieg in der Tat vom Grad der Turgeszenz der Blattzellen abhängt. Seine Versuche ergaben bei Sättigung des Bodens mit 60% der Wasserkapazität regelmäßig einen Tr-Anstieg, mit 100% dagegen nicht.

Besonders bei der Pflanze 2 von *Phaseolus vulgaris* läßt die OE ein Maximum bei Fg der Größenordnung von 200—300 mg erkennen und erinnert damit an den Gang der OE bei Solanum nigrum.

Eigenartig ist die auffallend geringe E der jungen Blätter, verbunden mit geringerer Tr. Wahrscheinlich stehen sie dem im Blatt 5, 12 und 13 mehr oder weniger ausgeprägten „Passivtyp" nahe, während dies von Blatt 14 und 15 nicht mehr behauptet werden kann, da sie kräftig transpirieren. Das hochempfindliche Blatt 16 zeigt eine gewisse Tr-Einschränkung mit Wasserstauung. Während Blatt 5 seinem Verhalten nach wohl nur eine Fortsetzung der vorhergehenden ist, läßt Blatt 17 den schon fast vollzogenen Übergang (vgl. Blatt 12—15) vom Passivtyp zum stark transpirierenden Blatt höherer E erkennen.

Auch jene gewisse Gleichsinnigkeit von Tr und E, die auch an den vorhergehenden Pflanzen mehr oder weniger deutlich ausgeprägt war, ist wieder zu erkennen. Ob an den Blättern 6—9, 15, 16 und 18—20 das Abnahmeprozent der Tr noch als Anspannung der Wasserbilanz im Sinne Stockers gedeutet werden darf, wie es bei den stärker transpirierenden Jugendblättern von Sol. lyc und Sol. nigr geschah, muß dahingestellt bleiben. Denn eine Anspannung in der Wasserbilanz würde doch zu allererst die Wg-Werte herunterdrücken. Da dies unterbleibt, scheint das Abnahmeprozent der Tr (= E) hier nur mehr durch das Verhalten der Spaltöffnungen bedingt zu sein.

Ein typisches Passivblatt mit Alterserscheinung (das Blatt war an zwei Stellen angetrocknet!) findet sich in Nr. 21. Auch die geringe Tr von Blatt 10 dürfte als Alterserscheinung zu deuten sein. Man sieht also wieder, wie die oft bedeutenden Tr-Unterschiede äußerlich und der Größe nach ziemlich gleicher Blätter auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden können. Das Blatt als Individuum zeichnet sich ab.

f) Vicia faba.

10. 8. 1953, 15.21 bis 16.01 Uhr, aufblühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	57,3	0,87	4,6	425	—36	0,42
2	77	0,86	3,9	431	9	0,44
3	151,2	1,14	6,5	480	0	0,54
4	236,3	1,32	6,4	490	1	0,45
5	417,5	1,94	10,3	456	28	0,43
6	769,8	1,34	10	658	18	0,56
7	900,5	1,47	10,8	630	4	0,53
8	933,7	1,66	11,6	600	15	0,52

10. 8. 1953, 9.34 bis 10.20 Uhr, aufblühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
9	29,1	1,2	8,5	610	—19	0,49
10	71,5	1,04	7,1	581	18	0,51
11	80	1,11	7,7	595	57	0,52
12	113	1,36	9	560	48	0,43
13	248,5	1,34	9,3	590	38	0,53
14	475,8	2,6	18,5	607	13	0,50
15	735,8	2,74	18,6	580	15	0,47
16	793,3	2,41	15,9	560	4	0,46

Der höhere Wg der großen Blätter der 1. Pflanze beruht offensichtlich auf besserer Wasserversorgung und -speicherung, da diese Blätter zugleich auch mehr transpirieren.

Das Einrollen der jungen Vicia-Blätter hat sicher den Hauptanteil an der Herabsetzung ihrer Tr. Dies geht auch daraus hervor, daß Blatt 9 bis 12 trotz erheblicher Unterschiede in der Empfindlichkeit (E) nahezu gleich stark transpirieren. Deutlicher als bei der Bohne tritt hier die Abnahme der E an den größeren Blättern in Erscheinung. Auch hier kann das Ab-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

g) *Soja hispida*

21. 7. 1953, 8.39 bis 9.48 Uhr, nicht blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	68,1	1,37	5,5	300	50	0,41
2	99	1,11	4,5	306	—19	0,43
3	109,2	1,22	5	307	30	0,42
4	140,7	1,88	8,9	407	7	0,66
5	262	2,27	10,5	364	28	0,56
6	382,1	2,49	11,2	349	12	0,52
7	399,5	2,49	11,2	350	16	0,50
8	595	3,61	18,2	365	28	0,64
9	823,9	4,15	16,6	301	—5	0,46
10	987	3,86	14	264	4	0,39

23. 7. 1953, 9.45 bis 10.33 Uhr, nicht blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
11	45,9	1,12	4,6	310	—20	0,32
12	55,9	1,12	4,5	300	—2	0,34
13	92	1,84	7,7	318	31	0,42
14	116,5	2,1	10	376	34	0,60
15	224,1	3,44	16,8	388	21	0,65
16	330,2	5,8	20,5	254	4	0,53
17	551	6,57	23,5	258	15	0,49
18	920,8	4,85	16,5	240	21	0,35

nahmeprozent der Tr nur durch das Schließen der Spaltöffnungen sinnvoll interpretiert werden.

Eine Kulmination der OE bei mittleren Blattgrößen und ebenso die Zunahme der Tr mit der Blattgröße tritt bei Soja hisp. deutlich hervor, da die starke Behaarung der jungen Blätter einen fast noch wirksameren Tr-Schutz als das Einrollen bei Vicia faba ergibt.

Wieder rekrutieren sich diese geschützten Jugendblätter zum Teil aus hydropassiven (Blatt 2, 11, 12 mit Zunahme der Transpiration nach dem Abschneiden), zum Teil aus hydroaktiven Blättern (Blatt 1, 3 und 13 mit Abnahme der Transpiration nach dem Abschneiden). Die E der größeren Blätter ist wieder geringer; ihre hohe Tr senkt den Wg und erhöht damit bei Blatt 17 und 18 die Anspannung. Der geringere Wg bei jungen Blättern rechtfertigt ihren Tr-Schutz. Nur Blatt 4 der ersten Pflanze fällt aus dem

Rahmen: der Größe nach noch den vorhergehenden Blättern zugehörig, ist sein übriges Verhalten schon mehr das der folgenden. Der hohe Wg ermöglicht ihm bei geringer Anspannung und E stärker zu transpirieren.

h) Pisum sativum

5. 9. 1953, 10.12 bis 10.29 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	28,9	1,73	9,1	420	77	0,73
2	89,8	1,6	9,7	506	68	0,70
3	127,7	2,13	12,4	480	70	0,65
4	166,6	0,51	3,1	520	8	0,61
5	175,7	0,79	4,8	509	38	0,61
6	191	1,21	7,7	538	46	0,75
7	190,1	1,51	9,7	510	43	0,61

5. 9. 1953, 11.08 bis 11.30 Uhr, reich blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
8	24,1	2,54	13,9	449	91	0,68
9	67,2	3,3	16	391	46	0,42
10	140	3,18	14,8	370	13	0,37
11	150,1	3,26	15	365	29	0,37
12	234	3,55	18,1	410	4	0,37
13	234	2,9	14,6	402	—4	0,37

Der auffallende Unterschied im Tr-Niveau der beiden Pflanzen (interindividuelle Streuung) kann nur innere Ursachen haben, da sich die meteorologischen Daten in den 80 Minuten nur wenig änderten. Der Unterschied drückt sich auch in E und Wg aus. Infolge der höheren Tr liegen die Wg-Werte der zweiten Pflanze viel tiefer; auch sind die E-Werte kleiner (ausgenommen Blatt 8), somit die dickeren Blätter der zweiten Pflanze (vgl. die OE), obwohl sie stärker transpirieren, weniger empfindlich als die dünneren (zarteren) der ersten Pflanze. Lediglich Blatt 8 weist bei höherer OE eine geringere Tr mit Wasserstauung auf.

Die auffallend geringe Tr von Blatt 4 und 5 ist auch von einer geringeren E begleitet. Der Rückgang der E bei Zunahme der Blattgrößen weist (wie bei den Solanumarten) auch auf eine größere Anspannung der stärker transpirierenden Jugendblätter hin.

An der Luzerne sind vor allem die hohen Tr-Werte bemerkenswert, welche von verhältnismäßig kleinen Abnahmeprozenten der Tr begleitet werden. Die größeren noch immer stark transpirierenden Blätter der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

i) Medicago sativa.

21. 7. 1953, 15.50 bis 16.27 Uhr, vgl. S. 676, 677.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	48,5	4,00	16,3	308	38	0,34
2	81,8	4,33	16,9	290	46	0,37
3	108,7	3,85	14,4	288	18	0,34
4	131,9	3,98	15,2	236	38	0,32
5	169,0	3,91	15,7	247	29	0,34
6	196,1	3,77	15,4	248	12	0,41

21. 7. 1953, 13.29 bis 15.26 Uhr, nicht blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
7	23,1	6,19	27,7	330	37	0,21
8	45	7,91	32	305	48	0,34
9	84,2	7,02	25,2	258	27	0,28
10	115,5	6,56	23	250	26	0,27
11	172,5	6,84	25	265	5	0,35
12	173	6,05	20,7	260	5	0,29

Pflanze 2 zeigen außerdem wieder eine stark herabgesetzte E. Der im allgemeinen niedrige Wassergehalt nimmt bei beiden Pflanzen mit Transpiration und Empfindlichkeit ab. Dies unterscheidet Medicago sativa in der Führung ihres Wasserhaushaltes von allen übrigen Versuchsobjekten, bei denen eine Senkung des Wassergehaltes stets mit einer Erhöhung der Transpiration einherging. Während dort also die Verminderung des Wg als Folge der starken Tr offensichtlich war, könnte man hier vielleicht umgekehrt die verminderte Tr als eine Folge des abnehmenden Wg deuten.

Die OE zeigt beim Klee die übliche Verdickung der älteren Blätter. Nur Blatt 11 macht eine Ausnahme. Das Protokoll vermerkt ein ältliches Aussehen; auch stand das Blatt allein und abseits. Damit im Einklang steht die herabgesetzte Tr (mit Wasserstauung) bei verminderter E (Kennzeichen von Senilität). Blatt 12 machte dagegen einen frischen Eindruck: seine hohe Tr ist mit einer vergleichsweise hohen E verbunden. Bemerkenswert sind an der ersten Pflanze die hohen E-Werte der älteren Blätter bei niedriger Tr, welche sich dadurch als grundverschieden von den Jugendblättern abheben. Die stärkere Tr der Blätter 9, 10 und 12 senkt den Wg und erhöht die E, die hier wieder als Zeichen einer höheren Anspannung gedeutet werden kann.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das eingangs festgestellte und später als intraindividuelle Streuung bezeichnete Abweichen der an Blättern gemessenen Tr-Werte in der indi-

j) Trifolium pratense.

17. 7. 1953, 14.44 bis 15.29 Uhr, blühend.

Blatt Nr,	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
1	40,1	1,42	5,2	237	0	0,45
2	53	0,98	3,7	257	1	0,41
3	99,1	1,43	5,6	278	0	0,46
4	279,3	1,06	3,9	259	61	0,41
5	286,8	0,69	2,5	255	54	0,43
6	327,9	0,75	2,7	255	41	0,43

22. 7. 1953, 11.24 bis 12.15 Uhr, blühend.

Blatt Nr.	Fg	Tr/Fg	Tr/Tg	Wg	E	OE
7	22	1,5	6,1	340	—3	0,72
8	62,5	0,72	3,2	337	19	0,63
9	162	1,75	6,8	292	34	0,46
10	317,8	2,64	10,5	299	46	0,44
11	389,7	1,22	5,4	346	13	0,59
12	415	2,73	11	303	46	0,48

viduellen Eigenart oder dem jeweiligen Zustand des Blattes wohl begründet ist. Dies ergab sich aus dem Studium der Tr und des Tr-Abfalls, ergänzt durch Wg und OE von Blattserien, die jeweils einer Pflanze entnommen worden waren.

Das Abnahmeprozent der Tr, das heißt die hydrische Empfindlichkeit (= E), zeigte öfter eine Bewegung im Sinne der Tr und ließ (ausgenommen *Trifolium prat.*) die Tendenz erkennen, bei größeren Blättern kleinere Werte anzunehmen. Die von Seybold (1929) und Schratz (1933) sowie Pfleiderer (1933) gemachte Feststellung, daß der Tr-Abfall (in absoluten Werten) nach dem Abschneiden der Pflanzen oder der Pflanzenteile proportional der Tr-Intensität unmittelbar nach dem Abschneiden verläuft, steht damit nicht in Widerspruch, sondern läßt noch die Frage offen, welche Beziehung der Tr-Abfall in relativen Werten, das heißt das Abnahmeprozent der Tr, zu eben dieser Tr-Intensität aufweist. Bezüglich des relativen, das ist des auf den ersten gemessenen Tr-Wert bezogenen Abfalls der Tr-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Werte (der „Abweichungsquotient") wird von Schratz ebenfalls betont, daß in vielen, aber nicht in allen Fällen eine Beeinflussung durch den anfänglichen Tr-Wert vorliegt. Das gleiche gilt auch für weitere den Abweichungsquotienten beeinflussende Faktoren, wie Dampfdruckdefizit der Luft und Struktur (Meso- bzw. Xeromorphie) der Pflanze oder des Pflanzenteils (vgl. auch Hygen 1951, S. 131 und 180).

Bei größeren Blättern wurde außerdem manchmal ein gleichzeitiges Absinken von Tr und E festgestellt und ebenso wie die häufig in diesem Zusammenhang auftretende Abnahme der OE (Verdickung des Blattes) als Alterserscheinung gedeutet.

Umkehrung des Tr-Abfalles in eine Zunahme der Tr nach dem Abschneiden der Blätter konnte in deutlicher Ausprägung nur an gering transpirierenden kleinen (jungen) oder sehr großen (alternden) Blättern angetroffen werden. Negative E bei geringer Tr (und nicht zu geringem Wg) galten als Zeichen eines „Passiv-Blattes", bei dem die Spaltöffnungsbewegung hydropassiv durch eine rasche Deturgeszenz der Epidermiszellen zustande kommt.

Das Abnahmeprozent der Tr (= E) kann im Sinne Stockers als ein Zeichen zunehmender Anspannung in der Wasserversorgung des Blattes angesehen werden, wenn zu relativ hohen Tr- und E-Werten sich ein relativ niedriger und gegenläufiger Wg gesellt, wie dies z. B. an den Jugendblättern der beiden Solanaceen festgestellt werden konnte.

Mehrmals (z. B. an *Solanum lyc.*, *Phaseolus vulg.* und *Pisum sat.*) konnte festgestellt werden, daß dünnere Blätter (mit größerer OE) auch empfindlicher sind.

5. Vergleichende Transpirationsmessungen an Blättern mehrerer Pflanzen.

Die Wirkung der Tr auf den Wg war sowohl in Form einer Rückstauung des Wassers durch geringe Tr wie auch in Form eines Absinkens des Wg durch erhöhte Tr gegeben. Zur weiteren Klärung dieser Zusammenhänge sowie auch der Abhängigkeit der Tr-Größe von der Insertionshöhe sei auf die Ergebnisse weiterer Versuche mit 7 Versuchspflanzen (*Solanum lycopersicum, Galinsoga parviflora, Fagopyrum sagittatum, Phaseolus vulgaris, Soja hispida, Medicago sativa* und *Trifolium pratense*) verwiesen. Sie bringen die Ergebnisse von Tr-Messungen (bei 3—4 Minuten Expositionszeit) an Blattserien, die jeweils von einer anderen Pflanze stammen. Dabei wurde die Tr auf das Tg bezogen, um einen einwandfreien Vergleich mit den ebenfalls auf das Tg bezogenen Wg zu ermöglichen. Die in

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Mehrzahl der Serien oder Punkte aufscheinende Entwicklungsrichtung wurde durch eine strichlierte Kurve (bzw. Kurven) angedeutet.

Die Messung der Oberflächenentwicklung der Blätter erfolgte bei anderen Versuchen zu einem anderen Zeitpunkt, weshalb nur Angaben über die Entwicklungstendenz derselben aufgenommen wurden. An allen sieben daraufhin untersuchten Pflanzen (*Sol. lyc.*, *Galinsoga parvifl.*, *Fag. sag.*, *Phas. vulg.*, *Soja hisp.*, *Medicago sat.*, *Trif. prat.*) nimmt die OE mit zunehmendem Alter der Blätter schließlich ab. Lediglich bei Soja und besonders bei Phaseolus ließ sich zuerst noch ein Ansteigen der OE in Übereinstimmung mit den früheren Beobachtungen erkennen. Es nimmt also an den untersuchten Pflanzen die OE (Oberfläche/Tg) mit dem Heranwachsen der Blätter ab. Der Einfluß, den diese Erscheinung auf die Tr der Blätter ausübt, dürfte, soweit es sich um eine Reduktion der Oberfläche handelt, unbedeutend sein, da er sich direkt nur auf den kutikulären Anteil bezieht und selbst dieser mehr vom Zustand der Kutikula als von ihrer Oberflächenentwicklung abhängt.

Was nun das Verhalten von Transpiration und Wassergehalt anbelangt, so ist ganz allgemein ein Ansteigen des Wg mit dem Größerwerden der Blätter festzustellen (vgl. Maximow and Krasnosselsky-Maximow 1924), auch dann, wenn die Tr nicht abnimmt oder sogar zunimmt. Es folgt daraus, daß der höhere Wg der größeren (älteren) Blätter weniger eine Folge geringerer Verdunstung als vielmehr eine Folge besserer Wasserversorgung (tiefere Insertionsstufe) und besserer Wasserspeicherung ist, wobei die zunehmende Größe der Zellsaftvakuolen mit dem Heranwachsen der Blätter das maßgebende sein dürfte. Der höhere Wg bei geringerer OE bedingt auch einen höheren Sukkulenzgrad der größeren Blätter.

Ein schönes Beispiel für die Beeinflussung des Wg durch die Tr ergab sich bei *Soja hisp.* (Abb. 5), wo durch das starke Ansteigen der Tr (die jungen Blätter verlieren mit ihrem dichten Haarpelz einen ausgezeichneten Tr-Schutz) eine empfindliche Herabsetzung der Wg-Werte eintritt, die erst später wieder bei abnehmender Tr schwach ansteigen.

Über die Abhängigkeit der Transpiration von der Insertionshöhe finden sich in der Literatur verschiedene zum Teil widersprechende Hinweise:

Nach den Untersuchungen von Alexandrow (1922), Salensky (1923) und Tumanov (1927) zeichnen sich die Blätter der oberen Insertionsstufe (von der Sonnenblume und anderen Pflanzen) bei genügender Wasserversorgung durch eine stärkere Tr-Fähigkeit aus, wobei die Eigen-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schaften der Zellen und Gewebe immer mehr in xeromorpher Richtung verschoben werden.

Philipp (1931) fand, daß die Blätter von Betarüben nach der Höhe ihrer Ansatzstelle eine verschieden starke relative (auf Fg bezogene) und absolute Wasserabgabe zeigen: die äußersten, also ältesten Blätter der Rübe geben am meisten Wasser ab, dann nimmt die Stärke der Tr ab, um bei den jüngsten, d. h. innersten Blättern wieder anzusteigen. Seine Beobachtungen gipfeln in der Feststellung: niedriges Gewicht der Blätter geht mit hoher relativer Tr parallel und umgekehrt.

Zum selben Resultat gelangte Reiss (1930/31) bei einer Untersuchung an Blättern verschiedener Insertionsstufen von Wintergerste. Sie ergab eine Zunahme der (auf 100 g frische Blattmasse bezogenen) Tr vom untersten (größten) zum obersten (kleinsten) Blatt. Er folgerte daraus, daß die Tr-Werte einzelner Blätter nie einen für die ganze Pflanze charakteristischen Wert darstellen können.

Eine stärkere Tr-Fähigkeit der höher inserierenden Blätter stellten ferner Huber (1924, S. 47 und 77), Kamp (1930) und Pisek u. Cartellieri (1931, S. 203) fest. Koketsu (1924) fand, daß die stomatäre Tr bei Blättern auf der Höhe ihrer Entwicklung am größten ist.

Daß diese höheren Tr-Werte auch von größerer Spaltenweite begleitet werden, bestätigen Shemtchusnikov (1923), Stålfelt (1927) u. a.

Arland (1929a) stellte ebenfalls an verschieden Blättern ganz verschiedene Werte der relativen (auf Fg bezogenen) Tr fest. So zeigte z. B. bei jungen, etwa 4 Blätter aufweisenden Getreidepflanzen das Basalblatt stets hohe relative Tr, was auf deren weit geöffnete Stomata zurückgeführt wurde. Die höhersitzenden Blätter ließen dagegen in den Tr-Werten abnehmende Tendenz erkennen. Das Herzblatt transpiriert kaum, da seine Spaltöffnungen geschlossen zu sein pflegen.

Auch Thomas (1928) fand an Haferpflanzen (kurz vor dem Schossen), daß die älteren, unteren Blätter Kobaltpapier rascher verfärbten (also mehr transpirieren) als noch wachsende junge. Bei den jungen Blättern schien ihm die stomatäre Tr noch gering zu sein.

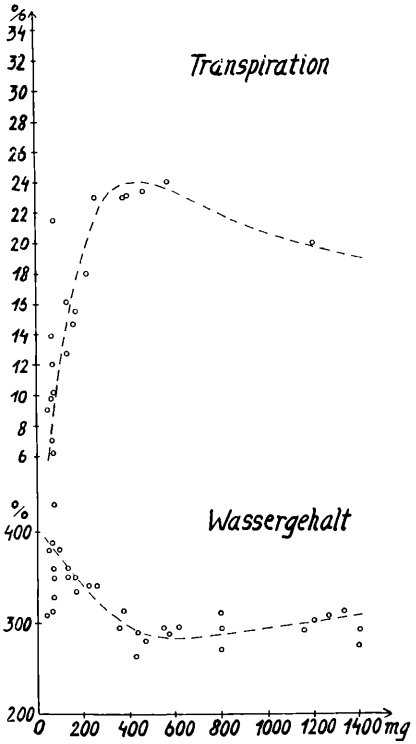

Abb. 5 Transpiration und Wassergehalt mehrerer Blattserien von *Soja hispida*, 30. 7. 1953. Meßdauer $10^{h\,05}$ bis $11^{h\,58}$. --- graphisch ermittelte Ausgleichskurve. Transpiration in Prozenten des Trockengewichts pro Minute. Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Betrachtet man meine Ergebnisse, so findet sich lediglich an *Galinsoga* und *Soja* (von den transp. geschützten Jugendblättern abgesehen) eine deutliche Bestätigung der von Philipp formulierten Gegenläufigkeit der Blattgewichte und Tr-Werte. In den übrigen Fällen bleibt die Tr über die ganze Größenskala der Blätter entweder nahezu gleich oder sie zeigt mehr oder weniger deutlich eine mit den Blattgewichten steigende Tendenz. Dabei ist zu beachten, daß bei *Vicia* schließlich auch ein Rückgang der Tr-Werte bei Zunahme des Wg einsetzt.

Aus alldem geht hervor, daß zwar vielfach ein Zusammenhang von Tr-Intensität und Insertionshöhe bzw. Blattgröße besteht, dieser aber artverschieden und wohl auch vom jeweiligen Entwicklungszustand und bestimmten Einrichtungen der betreffenden Pflanze (Tr-Schutz, Zustand des Stomata) abhängig ist. Die an den untersuchten Pflanzen mehr oder weniger hervortretende Beziehung zwischen Tr-Intensität und Insertionshöhe bzw. Blattgröße scheint folgende zu sein: von den kleinen (jungen) zu den größeren (älteren) Blättern fortschreitend ergibt sich zunächst vielfach ein Ansteigen der Tr infolge von Tr-Schutz oder stomatärer Behinderung der Tr. Sondierende Versuche mit der Kollodiummethode konnten eine solche bei *Sol. nigr.* und *lyc.*, *Fagop.*, *Trif. pr.* und teilweise bei *Medicago* und *Vicia* nachweisen. Nicht anwendbar erwies sich die Kollodiummethode bei *Phas. vulg.* Doch scheinen gerade unter den Jugendblättern Ausnahmen nicht selten zu sein, wie die starken Abweichungen einzelner Tr-Werte bei niedrigem Fg zeigen.

Wird schließlich eine für die betreffende Species und ihr Entwicklungsstadium charakteristische Blattgröße überschritten, so tritt, wahrscheinlich infolge des zunehmenden Sukkulenzgrades (u. a. konstitutionellen Änderungen) der Blätter, wieder eine Abnahme der Tr ein (vgl. auch die ältere Literatur: Schechner 1909 u. bes. Seeliger 1911 sowie Siddings 1911).

6. Versuche zur Individualität der Pflanze in bezug auf ihre Transpiration.

(Interindividuelle Streuungen.)

Die kleinste Tr-Einheit bildet das Blatt, die nächsthöhere die ganze (krautige) Pflanze, soweit sie an der Tr beteiligt ist, also vor allem ihre Blattmasse. Die an den Einzelblättern vorgenommenen Untersuchungen müssen sich auch auf die Blattmassen ganzer Pflanzen ausdehnen lassen. Die Abgrenzung von jung und alt ist allerdings nicht mehr so eindeutig, da sich jüngere und ältere

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

a) Vicia

21. 8. 1953, 10.42 bis 11.33 Uhr,

Nr.	Zeit	Anfg.	Endg.	Δ	Expz.
1	2	3	4	5	6
1	10h 42,5—52,0	72,70	69,48	3,22	9,5
	—00,2		67,80	1,68	8,2
2	44,2—53,8	21,38	20,72	0,66	9,6
	—02,0		20,20	0,52	8,2
3	47,0—55,0	9,73	9,30	0,43	8,0
	—03,2		9,02	0,28	8,2
4	49,2—56,2	6,70	6,26	0,44	7,0
	—04,2		5,95	0,31	8,0
5	11h 08,9—17,5	1,686	1,438	0,248	8,6
	—26,1		1,283	0,155	8,6
6	11,8—18,5	0,807	0,736	0,071	6,7
	—27,8		0,688	0,048	9,3
7	14,0—22,0	0,656	0,573	0,083	8,0
	—29,9		0,516	0,057	7,9
8	16,2—24,0	0,364	0,308	0,056	7,8
	—33,0		0,282	0,028	9,0

Blätter an Pflanzen aller Altersstufen finden. Diese Schwierigkeit betrifft aber nur den Vergleich dieser mit den vorhergehenden Untersuchungen.

Die Untersuchungsmethode blieb im wesentlichen die gleiche, wenn auch im einzelnen verschiedene Abweichungen notwendig waren. Vor allem mußten die Expositionszeiten von 3 auf etwa 15 Minuten erhöht werden, um den stabileren Verhältnissen ganzer Pflanzen Rechnung zu tragen. Angegeben wurde wieder die Minuten-Tr in Prozenten des Fg der Blattmasse. Die Rückwägung der Stamm- bzw. Stengelanteile ließ sich ja leicht durchführen. Auf das Tg wurde verzichtet, da es sich z. B. bei *Brassica N.* oder *Vicia faba* um manchmal sehr große Individuen handelte. Damit mußte auch die Bestimmung der Wg unterbleiben. Auch die Oberfläche konnte aus technischen Gründen nicht mehr gemessen werden. Wegen der nicht unbedingt gleichwertigen Zeitintervalle von 3 und 10 Minuten bei der Berechnung von E sind die hier angeführten mit den früheren E-Werten nicht mehr vergleichbar. Als Beispiel der Protokollierung diene der Versuch mit einer Reihe von *Vicia faba.*

faba.

Pflanze 1 und 2 blühend.

Tr/min	Stengel	Fg	Tr/Fg	ΔΔ *	E
7	8	9	10	11	12
0,34	31,8	40,90	0,83		
				1,35	40
0,069	11,25	10,13	0,68		
				0,054	8
0,054	3,82	5,91	0,91		
				0,198	37
0,063	1,77	4,93	1,28		
				0,242	38
0,0289	0,231	1,455	1,98		
				0,108	37
0,0106	0,101	0,706	1,50		
				0,049	46
0,0104	0,091	0,565	1,84		
				0,032	31
0,0072	0,059	0,304	2,37		
				0,043	60

* Das ist die Differenz der auf 10 Minuten umgerechneten Δ.

Die gemessenen Werte finden sich in Spalte 2, 3, 4, 8, die berechneten Größen in den übrigen. Unter ihnen verdienen das Fg der Blattmasse in Gramm als Reihungsprinzip (= Fg), die Minutentranspiration in Prozenten des Fg (= Tr/Fg), das Abnahmeprozent der Tr bzw. die hydrische Empfindlichkeit (= E) als Ergebnisse besondere Beachtung. Die Tabelle über den 2. Versuch (vom 21. 8. 1953) enthält nur mehr diese Größen. Bei einem Anstieg des Fg (der Blattmassen) auf das rund Hundertfache ist das auffallendste der starke Tr-Rückgang (verbunden mit einem Rückgang der E-Werte) vom Keimling bis zur blühenden 60 cm hohen Pflanze. Werden diese Werte mit den früheren verglichen, so zeigen diese nachgerade das entgegengesetzte Verhalten. Dieser seltsame Gegensatz mag mehrere Gründe haben: die jungen Pflanzen besitzen nur in geringem Maße einen wirksamen Tr-Schutz durch Einrollen; sie sind, wie die hohe E zu erkennen gibt, in den 8 Minuten Expositionszeit bei hoher Tr einer stärkeren Beanspruchung (Anspannung) ausgesetzt, die bei den großen Pflanzen viel geringer ist. Ferner wird sich der hemmende Einfluß der Tr-geschützten Jugendblätter einerseits und der schon wieder geringer transpirierenden Altblätter andererseits bei größeren (älteren) Pflanzen stärker geltend machen als bei kleinen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(jüngeren). Von weiteren Hemmungen der Tr ganzer Pflanzen gegenüber der Tr einzelner Blätter kommt nur mehr die gegenseitige Beschattung der Blätter in Frage, während eine Dunstkuppenbildung über den Pflanzen infolge des starken böigen Windes gar nicht möglich war.

Nur Pflanze 2 und besonders 13 weisen (Pflanze 13 auch nach dem äußeren Habitus) deutliche Kennzeichen von Alterung auf. Die Tr-Unterschiede größenordnungsmäßig gleicher Pflanzen (z. B. 3, 4 oder 11, 12) können noch recht bedeutend sein (interindividuelle Streuung).

21. 8. 1953, 14.48 bis 15.16 Uhr, Pflanze 13 (ver)blühend.

	Pflanze Nr.	Fg	Tr/Fg	E
jüngste	9	0,217	2,44	54
	10	0,769	1,71	57
	11	4,35	1,31	46
	12	7,3	0,7	22
älteste	13	26,55	0,38	—

b) Brassica Napus.

17. 7. 1953, 10.52 bis 12.07 Uhr, nicht blühend.

Pflanze Nr.	Fg	Tr/Fg	E
1	7,1	1,19	45
2	8,5	1,19	35
3	19,5	1,23	42
4	29	1,04	47
5	34	1,12	53
6	38,9	0,91	43
7	61,9	0,84	36
8	103,4	0,89	48

21. 7. 1953, 14.34 bis 15.30 Uhr, nicht blühend.

Pflanze Nr.	Fg	Tr/Fg	E
9	7,1	1,13	32
10	10,3	0,91	26
11	22,55	1,05	22
12	53,85	1,18	54
13	75,85	1,11	44

Das Verhalten von *Brassica* ist schon ein anderes. Das Fg steigt innerhalb der Serie nur auf das Zehnfache, weshalb die interindividuelle Streuung auch geringer ist. Die erste Serie zeigt wieder die Abnahme der Blatt-Tr mit dem Heranwachsen der Pflanzen, was aber noch nicht als Zeichen beginnender Senilität zu deuten ist, wie das Gleichbleiben der E zeigt. Die zweite Serie zeigt gleichbleibende Tr-Werte, wobei sogar die E zunimmt.

c) *Fagopyrum sagittatum.*

21. 8. 1953, 12.20 bis 13.12 Uhr, Pflanze 4—6 (auf)blühend.

Pflanze Nr.	Fg	Tr/Fg	E
1	0,231	1,73	43
2	0,848	0,9	23
3	2,2	1,34	58
4	5,38	0,39	—25
5	11,8	1,3	59
6	38,1	0,71	29

3. 9. 1953, 14.05 bis 15.09 Uhr, Pflanze 10—13 (auf)blühend.

Pflanze Nr.	Fg	Tr/Fg	E
7	0,271	0,89	30
8	0,360	1,29	47
9	0,808	1,56	38
10	1,497	0,77	25
11	2,82	0,67	2
12	3,55	0,77	28
13	6,8	0,33	3

Als inhomogen ergibt sich die erste Serie bei einem Ansteigen des Fg auf das nahezu Hundertfache zu erkennen. Größenordnungsmäßig zusammengehörige Pflanzen unterscheiden sich in ihrer Tr oft sehr, z. B. 1, 2; 5, 6 und 7, 8 (interindividuelle Streuung). Während Pflanze 4 mit ihrer auffallend niedrigen Tr dem Passivtyp angehört, ist die niedrige Tr von Pflanze 6, 11 und 13 wohl als Alterserscheinung zu deuten. Der scharfe Kontrast in der Tr von Pflanze 1 und 2, 5 und 6 sowie 7 und 8 gibt sich auch in den gleichsinnig verlaufenden E-Werten kund. Der Tr-Abfall scheint hier wirklich ein Zeichen der mit der Tr steigenden Anspannung in der Wasserversorgung zu sein.

Die aus Serie 2 klar ersichtliche Tendenz der Tr-Werte stimmt mit der der Blätter überein. Auch läßt sich (wie bei Vicia) eine Tendenz zur Abnahme der E bei den größeren Pflanzen erkennen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die beim Fortschreiten von kleineren zu größeren (von weiter oben zu weiter

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unten stehenden) Blättern auftretende Abnahme der Transpiration und der hydrischen Empfindlichkeit auch bei ganzen nach der Größe geordneten Pflanzenserien anzutreffen ist. Overton (1911) kam bezüglich der Transpiration junger und alter Pflanzen von *Cyperus Papyrus* u. a. Stauden zum gleichen Ergebnis. Es kann in diesen Fällen angenommen werden, daß die Verhältnisse bezüglich des transpiratorischen Verhaltens ganzer Pflanzen und der daraus abzuleitenden Folgerungen ähnlich denen einzelner Blätter sind. Interindividuelle Streuungen und abweichendes Verhalten einzelner Spezies (*Brassica N.*) treten auf.

7. Versuche zur Anwelkmethode.

Man muß wohl aus den angeführten Versuchen die Folgerung ziehen, daß alle Tr-Methoden, welche die Tr an Pflanzenteilen (Blättern) oder einzelnen Pflanzen messen, infolge der individuellen Eigentümlichkeiten derselben mit groben Fehlerquellen rechnen müssen.

Da zudem die Expositionszeiten entsprechend kurz bemessen und daher störende Umweltsänderungen besonders leicht möglich sind, haben sich die schon eingangs erwähnten Nachteile differentieller Methoden klar erwiesen. Es soll ihnen selbstverständlich nicht ihr Wert abgesprochen werden, aber so viel darf und muß gesagt werden: die Verwertung ihrer Ergebnisse hat mit Vorsicht zu geschehen (vgl. Schratz 1931, S. 168).

Aus der unzweifelhaft festgestellten Tatsache der intra- und interindividuellen Streuung der Tr-Werte erhebt sich gebieterisch die Folgerung nach Mittelwertbildung über eine größere transpirierende Blattmasse (vgl. Kamp 1930, S. 428, Firbas 1931, S. 586), wie dies von den Integrationsmethoden geleistet wird.

Shevre (1914, S. 72) sagt von seinen Versuchen mit *Peperomia turfosa:* "In spite of the apparent aquivalency of the plants and the fact that they stood side by side during the experiments, the rates of transpiration, when reduced to comparable areas, were found to differ to a considerable extent."

Seybold (1929, S. 72) betont ausdrücklich die Notwendigkeit, „möglichst viele Pflanzen einer Art in den Versuch mit aufzunehmen"; denn „auf Grund der Transpirationsraten einer einzigen Pflanze ist es einfach unmöglich, die Transpirationsstärke einer Pflanzenart anzugeben, was gar mancher Untersucher ohne Bedenken tat."

Und Arland (1929, S. 48) schreibt: „So sah ich mich veranlaßt, die an bestimmten Kulturpflanzen in kurzen Zeitintervallen erhaltenen Ergebnisse mit jenen Zahlen zu vergleichen, die mit den anderen üblichen Tr-Methoden erzielt wurden, wobei sich herausstellte, daß die mit diesen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

erzielten Werte nicht nur nicht parallel mit den tatsächlichen Wasserverbrauchszahlen gingen, sondern sich oft stark widersprachen."

Die im Leipziger Institut für Acker- und Pflanzenbau erarbeitete Anwelkmethode (vgl. Arland 1952) fußt auf der Ermittlung des Gewichtsverlustes, den die Pflanze erleidet, wenn sie bei abgedichtetem Wurzelballen 30 Minuten lang auf einem Rahmen frei zur Aufstellung gelangt. Die Pflanzen werden also in möglichst großer Zahl (bei Keimlingen bis 120 Stück und mehr) dem Boden entnommen, die von Erde möglichst gereinigten Wurzelballen in eine mit Sudanrot gefärbte Paraffinschmelze (von etwa 60° C) getaucht und dergestalt abgedichtet. Hierauf wird die erste gemeinsame Wägung vorgenommen und sodann die Pflanzen in einen Rahmen mit zahlreichen als Stütze dienenden Drahtschleifen frei abgestellt, um sie zu exponieren bzw. „anwelken" zu lassen. Die Anwelkdauer (= Expositionszeit) wird mit durchschnittlich einer halben Stunde angegeben, jedoch betont, daß sie nicht in den Tr-Abfall hinein ausgedehnt werden solle. Eine zweite Wägung des gesamten Pflanzenmaterials ergibt die Gewichtsabnahme und damit den Wasserverlust durch Tr. Diese Wasserabgabe, bezogen auf das durch Rückwägung der paraffinierten Wurzelballen ermittelte Fg und Stunde, stellt alsdann den Mittelwert der Tr über alle jeweils zur Untersuchung herangezogenen Pflanzen dar.

Der Arlandschüler G. Reiss hat die Anwelkmethode insoferne weiterentwickelt, als er die (erwachsenen) Pflanzen von dem hinderlichen Wurzelballen befreite, indem er sie einfach über dem Boden abschnitt. Die Schnittstelle wurde wieder mit Paraffinschmelze abgedichtet. Auch sonst wurden noch einige technische Verbesserungen vorgeschlagen, welche auf die Erfassung eines möglichst großen Pflanzenmaterials bei geringstem Arbeitsaufwand hinzielten.

Natürlich verringert sich die Zahl der zu einem Versuch herangezogenen Pflanzen mit der Zunahme ihrer Größe und ihres Gewichtes. Dies wird notwendig schon aus Gründen der Gewichtsbegrenzung der Waage, ferner aus dem meist nur in beschränkter Zahl zur Verfügung stehenden gleichartigen Individuen und schließlich aus der nicht unbegrenzten Leistungskraft des Beobachters. Schon Arland, Reiss und andere verwendeten bei erwachsenen Individuen nur mehr 3—6 Stück auf einmal.

Weder von Arland oder Reiss noch von anderen mit dieser Methode arbeitenden Autoren wurden Rückwägungen des Stammanteiles vorgenommen. Obwohl eine solche Rückwägung sicherlich wünschenswert wäre, kann sie zur Not, wo es sich immer um gleichzeitige Messungen an mehreren gleichartigen Pflanzen handelt,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unterbleiben, da sich die zufälligen Schwankungen des Stammanteiles bei den einzelnen Pflanzen in der Mittelwertbildung weitgehend ausgleichen. Anders lagen die Verhältnisse in den vorhergehenden Versuchen, wo es sich um Serien einzelner Pflanzen verschiedener Entwicklungsstufen handelte und daher eine Rückwägung des Stammanteiles unbedingt erforderlich war.

Außerdem haben diese Versuche im vorhergehenden Abschnitt (6. Versuche zur Individualität der Pflanze in bezug auf ihre Transpiration) wenigstens für drei Pflanzen gezeigt, daß der Tr-Abfall (= E) auch an erwachsenen und fruchtenden Pflanzen schon innerhalb 2 × 10 Minuten recht erheblich sein kann.

Zur selben Feststellung führen meine Beobachtungen (Abb. 6), welche charakteristische Beispiele für den Tr-Abfall nach dem Abschneiden der Pflanzen an vier verschiedenen Spezies wiedergeben. Die Tr-Messungen erfolgten an je 3—6 Individuen. Wieder ist das Einsetzen des Tr-Abfalls schon in den ersten Minuten nach dem Abschneiden in einigen Fällen deutlich zu ersehen (desgleichen bei Firbas 1931, S. 584, Pfleiderer 1933, S. 314 ff. und Hygen 1951, S. 131). Auch hier gilt daher das schon früher zu den über mehrere Minuten sich erstreckenden Durchschnittwerten und zur Normierung des Tr-Abfalls Gesagte.

Diese meine Beobachtungen über den Verlauf des Tr-Abfalles an ganzen Pflanzen stehen zu den diesbezüglichen Beobachtungen Arlands und seiner Schüler in einem gewissen Gegensatz (vgl. Schratz 1931, S. 217). Der Abfall setzt bei ihnen an erwachsenen Pflanzen in deutlicher Ausprägung (auch im Freilandversuch bei warmem Wetter) erst nach einer halben Stunde, also viel später ein. Diese Differenzen mögen einmal auf der Verschiedenheit der untersuchten Arten und auf verschiedenen Witterungsverhältnissen beruhen, dann aber auch darauf, daß ich die Pflanzen nie samt den Wurzelballen verwendete, sondern in Anlehnung an G. Reiss über dem Boden oder in der Höhe des ersten Blattansatzes abschnitt. Während dort in erster Linie Kulturgräser, Betarüben und die Kartoffelpflanze untersucht wurden, liegen meinen Untersuchungen andere krautige Pflanzen zugrunde. Es wurde somit in den folgenden Versuchen die Expositionszeit mit 10—15 Minuten (nur selten 20 Minuten), also bedeutend kürzer, bemessen.

Die eben skizzierte Anwelkmethode gelangte hier in folgender Weise zur Anwendung. Die Pflanzen wurden entweder unmittelbar über dem Boden abgeschnitten, z. B. Raps, oder in der Höhe des ersten Blattansatzes, um eine eventuelle Variabilität des Stammanteiles herabzudrücken, z. B. bei Buchweizen.

Die Wägung der Pflanzen erfolgte mit einer einfachen, an einem Stativ hängenden Balkenwaage (Hornschalenwaage) im Inneren eines benachbarten Schuppens, so daß der Wind die Wägungen nie

beeinträchtigen konnte. Die kleinste verwendete Gewichtseinheit war 0,1 g, und $^1/_{100}$ g wurden noch geschätzt.

Die Pflanzen wurden, entsprechend gestützt, in natürlicher Lage frei exponiert. Die jetzt unumgänglich notwendige Abdichtung der Schnittstelle am Stengel erfolgte wieder durch Eintauchen in Paraffinöl.

Die Zahl der gleichzeitig zur Untersuchung gelangten Individuen betrug mindestens zwei. Dabei wurde das Hauptgewicht auf die Zustandebringung von Tagesgängen und nicht nur einzelner Tr-Werte gelegt. Als Anwelkdauer genügten im allgemeinen 10 bis 15 Minuten. Rückwägung des Stammanteiles, also Bezugnahme auf die reine Blattmasse, unterblieb aus Gründen der Zeitersparnis.

Mit diesen Abänderungen (geringe Individuenzahl, kurze Expositionszeit) nähert sich die Anwelkmethode aber wieder den Methoden differentieller Art. Unsere Bestrebungen laufen eben darauf hinaus, die methodischen Vorteile der Blättchenmethode mit der Zuverlässigkeit der Anwelkmethode in einem möglichst hohen Maße zu vereinigen.

Bevor nun auf die Frage nach der Sicherheit und damit Brauchbarkeit derartiger Tagesgänge eingegangen wird, sei noch ein kurzer Vergleich zwischen Blättchenmethode und der eben beschriebenen Anwelkmethode gezogen.

Die beiden Tagesgänge vom 20. 6. 1953 (Abb. 7) entstammen einem Erbsenbeet. Die Wertepaare der strichpunktierten Mittelwertkurve wurden an je drei Blättern verschiedener Pflanzen gemessen, die der strichlierten Mittelwertkurve an je drei oder vier ganzen (in der Höhe des ersten Blattansatzes abgeschnittenen) Pflanzen. Die niedrigen Tr-Werte erklären sich aus der Bezugnahme auf die ganze grüne Pflanzenmasse! Die Übereinstimmung in der Tendenz dieser Kurven muß als befriedigend bezeichnet werden. Die Abstände der Wertepaare sind an der strichpunktierten Kurve im Durchschnitt größer. Die Mittelwertbildung über drei bis vier Pflanzen wirkt sich bereits in der Betonung des Wesentlichen und Hintansetzung des Zufälligen aus, wenngleich auch eine Abweichung dieser Werte voneinander noch immer vorhanden ist.

Noch deutlicher fiel der Vergleich aus, wenn Tr-Werte einzelner Blätter von *Trifolium pratense* (je 5 Blätter bei 5 Minuten Expositionszeit, fünffach geschachtelt) und solche ganzer Pflanzengruppen (je 3 Gruppen von 80—100 Pflanzen bei durchschnittlich 15 Minuten Expositionszeit, dreifach geschachtelt) einander gegen-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

überstehen. Die an einzelnen Kleeblättern gemessenen Tr-Werte zeigen deutlich eine größere Streuung, die kaum mehr die Bildung einer Mittelwertkurve erlaubt.

Der Streubereich ganzer Pflanzengruppen würde wahrscheinlich noch enger ausgefallen sein, wenn die Tr nur auf die Blattmasse und nicht auf die ganze grüne Pflanze bezogen worden wäre. Immerhin muß auch hier die Tatsache einer Streuung festgestellt und ihr Ausmaß als nicht unwesentlich bezeichnet werden.

Was nun den Einfluß meßtechnischer Fehler der Tr-Messungen nach der Anwelkmethode (Wägegenauigkeit und Fehler in der Expositionszeit) anlangt, so ist zu sagen, daß die 0,1 g als absolut sicher gelten müssen und nur den geschätzten 0,01 g eine nicht näher bestimmbare Streuung anhaftet. Die Expositionszeit ist wieder mit derselben Genauigkeit wie früher erfaßt worden.

Es muß auch hier wieder die Hauptursache der feststellbaren Streuung im verschiedenen transpiratorischen Verhalten der Pflanzen selbst gesucht werden. Die Mittelwertbildung hat noch nicht alle individuellen Unterschiede äußerer und innerer Art (interindividuelle Streuung) auszugleichen vermocht. Daß die Individuen einer Spezies (oder Sorte) in bezug auf ihre Wasserabgabe nicht vollkommen gleich sein können, liegt sowohl in der erblich bedingten Variationsbreite als auch in den verschiedenen

---

Erklärungen zu nebenstehenden Abbildungen.

Abb. 6. Transpiration von ganzen über dem Erdboden abgeschnittenen Pflanzen im Laufe von 40 Minuten nach dem Abschneiden.

Zahl der zu einer Messung verwendeten Individuen

	Trif. prat.	*Pisum s.*	*Fagop. sag.*	*Brassica N.*
—— A-Pflanzen.	6	4	6	3
B-Pflanzen.	—	4	—	3
C-Pflanzen.	—	3	—	—

Transpiration in Prozenten des Trockengewichts.

Abb. 7. Vergleich zweier Tagesgänge der Transpiration und deren Streuung von *Pisum sativum,* blühend, 20. 6, 1953.

Mittelwertkurve der Transpirationswerte einzelner Blätter. - - - Mittelwertkurve der Transpirationswerte von 3 bis 4 ganzen Pflanzen. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts (der Blätter bzw. der grünen Pflanzenmasse) pro Minute. Infiltration bzw. Spaltöffnungszustand von 0 (geschlossen) bis 9 (offen). B Bewölkung in $^1/_{10}$. T Lufttemperatur in °C.

Wachstums- und Umweltsbedingungen, denen jede Pflanze während ihrer Anzucht und Verarbeitung unterliegt. Selbst zwei dicht nebeneinander stehende Pflanzen können schon verschiedenen Wachstumsbedingungen ausgesetzt sein; man denke nur an ungleiche Verteilung der Nährstoffe, gegenseitige Beschattung der Pflanzen, verschiedene Bodenstruktur usw.

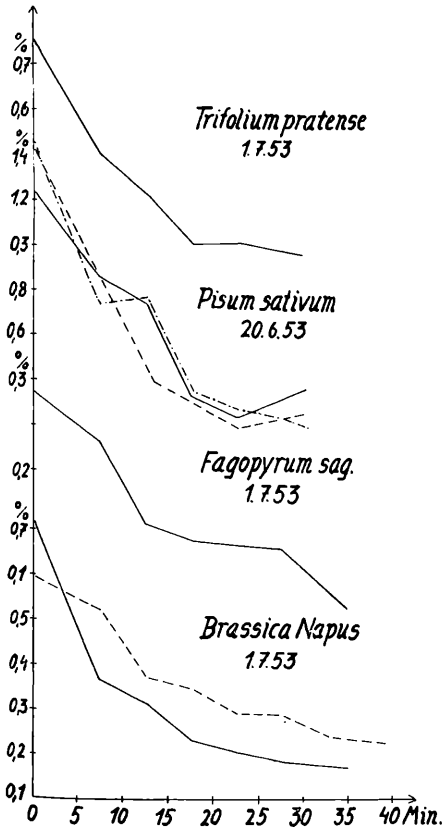

Abb. 6.

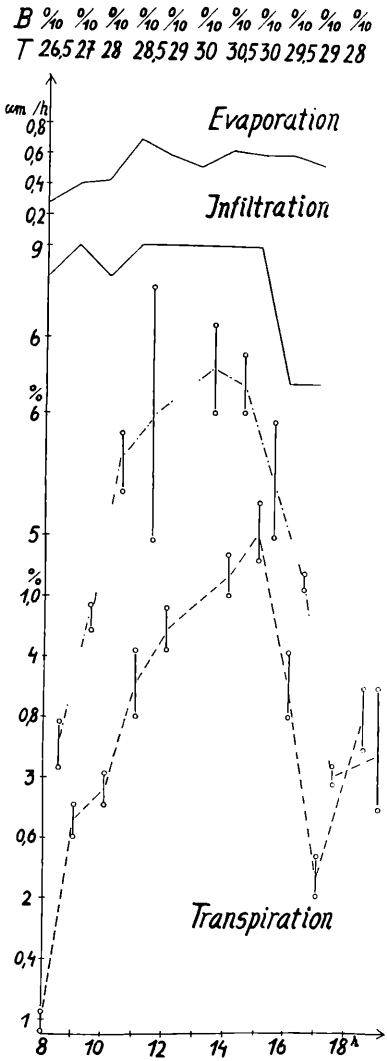

Abb. 7.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

8. Beurteilung von Tagesgängen der Transpiration.

Aus der Tatsache einer interindividuellen Streuung ergibt sich, daß Tr-Kurven, die mit der Anwelkmethode an einigen ganzen Pflanzen gewonnen wurden, noch immer nicht völlig sicher sind. Einzelnen stark herausfallenden Werten muß man immer noch mit Vorbehalt begegnen.

Andererseits erhebt sich die Frage, wann zwei am selben Bestand und am selben Tag mit einer differentiellen oder Integrationsmethode gewonnene Tagesgänge mit gutem Grund als voneinander abweichend bezeichnet werden dürfen. Diese Frage wird dort relevant, wo es sich darum handelt, den Einfluß bestimmter Faktoren auf den Tagesablauf der Tr zu studieren (vgl. Biebl 1942, 1952 und Schmid 1953).

Handelt es sich aber nur darum, den Einfluß bestimmter Faktoren auf die Tr schlechthin zu erforschen, so genügt es, den von Arland (1929, 1952) und seinen Schülern in zahlreichen Arbeiten gewiesenen und mit Erfolg beschrittenen Weg einzuschlagen, welcher für jeden zu untersuchenden Bestand nur zu einem einzigen, unter natürlichen oder künstlich konstant gehaltenen und daher streng vergleichbaren Außenbedingungen gewonnenen Tr-Wert führt. Wie viel in Gefäßen oder auf dem Felde herangezogene Pflanzenbestände es gibt, so viel Tr-Werte stellen sich ein; werden diese in Relativzahlen auf die Basis des Kontrollversuches gebracht, so ergibt sich ein anschauliches Bild der vorliegenden Tr-Verhältnisse.

Um nun ein solches Bild auf Grund ganzer Tagesgänge zu entwerfen, wäre es notwendig, die stündlichen Tr-Messungen nicht nur an einem, sondern an zwei bis drei (oder auch mehr) Blättern oder Sprossen vorzunehmen, so daß die Stundenwerte der Tr aus Punktepaaren oder -tripeln (usw.) bestehen.

Da dies aber besonders bei vergleichenden Versuchen mit einem großen Arbeitsaufwand verbunden ist, kann man sich auch damit behelfen, die für eine bestimmte Spezies zu erwartende Streuung nur für die Kontrollpflanzen aus einem Tagesgang am Anfang (und vielleicht auch am Ende) der Versuchsperiode zu erfassen. Zur Auswertung solcher Streuungstagesgänge können die üblichen statistischen Verfahren nicht herangezogen werden, weil die Zahl der Werte (bestenfalls 30) zu gering ist. Um nun aber doch einen Anhaltspunkt über die Größe der Streuung zu bekommen, habe ich die durchschnittliche Abweichung der Punktetripel von ihrem zugehörigen arithmetischen Mittel berechnet. Wie man leicht einsieht, beträgt diese Größe $^1/_3\ (\overline{\Delta} + \overline{\delta})$, wenn $\overline{\Delta}$ den durchschnittlichen Abstand der beiden äußeren Punkte voneinander und $\overline{\delta}$ den durchschnittlichen Abstand des mittleren Punktes vom arithmetischen

Mittel (der 3 Punkte) bedeutet. Als durchschnittliche Streuung sei der Wert $\overline{\lambda} = {}^2/_3\,(\overline{\Delta} + \overline{\delta})$ definiert.

In Einheiten der Transpiration angegeben lauten die Werte für 3 Versuche:

	$\overline{\Delta}$	$\overline{\delta}$	$\overline{\lambda}$
Brassica N.	0,049	— 0,009	0,027
Trif. prat.	0,092	— 0,003	0,059
Vicia faba . .	0,025	— 0,003	0,015

Die Untersuchung einfacher Tagesgänge (mit nur 1 Transpirationswert pro Stunde) erfolgt am besten in 2 Schritten:

1. Durch Untersuchung auf wesentliche Niveauunterschiede der Kurven (= Unterschiede in der durchschnittlichen Tagestranspiration) und

2. durch Untersuchung auf wesentliche Formunterschiede der Kurven (= Unterschiede im Tagesablauf der Transpiration).

Dementsprechend hat auch die Auswertung des Streuungstagesganges in 2 Schritten zu erfolgen.

ad 1.: Schon früher wurde ausgeführt, daß bei einem Tagesgang aus 11 Punktetripeln (Stundenwerten) nicht weniger als $3^{11} = 177.147$ verschiedene Kurven folgen. Für 10 Punktetripel ist diese Zahl 59.049 und für 9 (wie in den obigen 3 Tagesgängen) 19.683. Führt man die vereinfachende Annahme ein, daß die Punktetripel untereinander gleich sind und der mittlere Punkt den Abstand der beiden äußeren halbiert, so läßt sich die niveaumäßige Verteilung (= Verteilung der Durchschnittswerte) der jeweils möglichen Kurven angeben.

Zahl der Punktetripel	Zahl der möglichen Kurven	Zahl der Kurven, deren Mittelwert innerh. $^2/_3\,\overline{\lambda}$ liegt	
		absolut	in %
8	$3^8 = 6.561$	6.013	91,5
9	$3^9 = 19.683$	17.829	90,6
10	$3^{10} = 59.049$	54.481	92,3
11	$3^{11} = 177.147$	166.781	94,0

$\overline{\lambda}$ = durchschnittliche Streuung.

Die Tabelle gibt die Ergebnisse dieser Überlegungen für 8, 9, 10 und 11 Punktetripel wieder. Es folgt daraus, daß schon 2 Kurven mit nur 8 stündlichen Transpirationsmessungen und einem Unterschied ihres Durch-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schnittswertes von $^2/_3$ der durchschnittlichen Streuung mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,91 als wesensverschieden angesprochen werden dürfen.

Zwar gelten in Wirklichkeit diese vereinfachenden Voraussetzungen nicht, doch darf auch hier eine entsprechende Häufung der Durchschnittswerte der Tagestranspiration innerhalb des Bereichs der durchschnittlichen Streuung angenommen werden.

Ein Niveauunterschied einfacher Tagesgänge der Transpiration ist daher um so mehr gesichert, je mehr der Unterschied der durchschnittlichen Tagestranspiration die durchschnittliche Streuung (vom zugehörigen Streuungstest) übertrifft.

ad 2. Unabhängig von Unterschieden im Niveau der Kurven (= durchschnittliche Tagestranspiration) können auch Formunterschiede (= Unterschiede im Tagesablauf der Transpiration) auftreten. Um solche Formunterschiede zu sichern, habe ich die dreifache durchschnittliche Streuung herangezogen.

	Zahl der gemessenen Transpirationswerte	Zahl der innerhalb $3\bar{\lambda}$ liegenden Transpirationswerte	
		absolut	in %
Brassica N..	27	24	90
Trif. prat.	27	27	100
Vicia faba.	27	25	93

An den 3 Beispielen befinden sich 90 bis 100% der gemessenen Transpirationswerte in dem Bereich der dreifachen durchschnittlichen Streuung. Einzelwerte, die sich um mehr als $3\bar{\lambda}$ voneinander unterscheiden, dürfen also mit einer Wahrscheinlichkeit von rund 0,9 als wesensverschieden angesprochen werden. Ist ein Niveauunterschied vorhanden, so muß dieser berücksichtigt werden, indem man ihn zum Wert der dreifachen durchschnittlichen Streuung addiert.

Lassen sich charakteristische Formunterschiede der zu vergleichenden Kurven (verschiedene Typen von Transpirationskurven) feststellen, so sind diese Unterschiede um so mehr gesichert, je öfter sich die beiden Kurven in den aufeinanderfolgenden Stundenwerten um einen Betrag $> 3\bar{\lambda}$ voneinander entfernen.

Wie ersichtlich, kommt dem Streuungstagesgang für dieses Auswertungsverfahren sowie für die Beurteilung abweichender Einzelwerte grundlegende Bedeutung zu. Es ist daher wichtig, daß dieser Streuungstagesgang möglichst repräsentativ ausfällt. Dies wird am ehesten erreicht, indem man diesen Tagesgang

1. an einem ausgesprochenen (warmen) Schönwettertag,

2. am zu untersuchenden Bestand in derselben Weise (gleiche Individuenzahl, gleiche Expositionszeiten usw.) vornimmt.

3. Der zu untersuchende einfache Tagesgang soll vom Streuungstagesgang zeitlich nicht zu weit entfernt sein.

Um nun noch das skizzierte Verfahren an einem Beispiel zu demonstrieren, sei auf den Tagesgang von *Fagopyrum sagittatum* vom 19. 6. 1953 verwiesen. Dieser Tagesgang diene als Streuungstest. Die 8 Stundenwerte bestehen hier nur aus Punktepaaren. Die Transpirationswerte wurden dabei an 3 bis 4 Individuen bei einer Expositionszeit von etwa 20 Minuten gemessen. Die durchschnittliche Streuung (= durchschnittlicher Punkteabstand, da es nur Punktepaare gibt) $\bar{\lambda} = \bar{\Delta} = 0{,}034$.

Der einfache Tagesgang von *Fagopyrum sagittatum* am 26. 6. 1953, Abb. 8, entstammt demselben Bestand und gibt neben dem Kontrollversuche die Transpirationskurve für ein Beet mit Pottaschedüngung (240 kg K_2O/ha), das heißt die beiden zu vergleichenden einfachen Kurven wieder. Die Transpirationswerte wurden hier aber an 5 bis 6 Individuen bei einer Expositionszeit von etwa 15 Minuten gewonnen. Da der Unterschied der durchschnittlichen Tagestranspiration (= Niveauunterschied) von Kontrolle und Kalidüngung $0{,}13 > 0{,}034$, das heißt bedeutend größer ist als die durchschnittliche Streuung, darf die Transpirationserniedrigung (bei gleichem Typ des Tagesganges) als Kalieinfluß gedeutet werden.

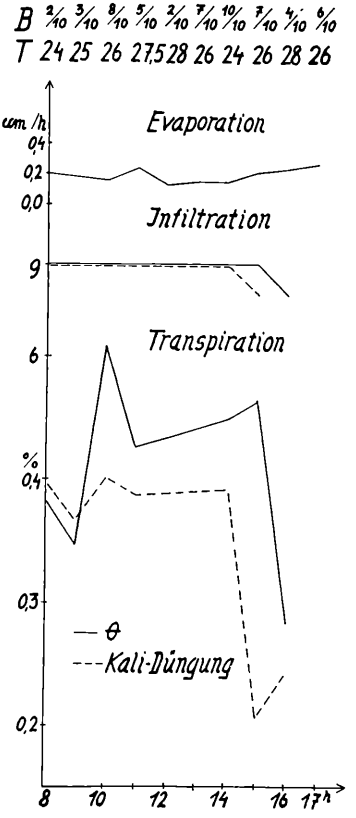

Abb. 8. Beeinflussung der Transpiration durch Kalidüngung bei *Fagopyrum sagittatum*, blühend, 23. 6. 1953. Zahl der zu einer Transpirationsmessung verwendeten Individuen: 5 bis 6. Transpiration in Prozenten des Frischgewichts (der grünen Pflanzenmasse) pro Minute. B Bewölkung in $^1/_{10}$. T Lufttemperatur in °C.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

An Formunterschieden muß das ausgeglichenere Verhalten sowie das frühere Einsetzen des nachmittägigen Abfalles erwähnt werden. Nur die 10-Uhr- und 15-Uhr-Werte unterscheiden sich um einen Betrag, der die dreifache durchschnittliche Streuung + Niveauunterschied 3.0,034 + 0,13 = 0,23 übertrifft oder nahezu erreicht.

Besprechung der Ergebnisse.

Zur Bestimmung der Transpiration am Standort eignen sich praktisch nur die Wägungsmethoden (Stocker 1929), das heißt die gewichtsmäßige Feststellung des von der Pflanze in der Zeiteinheit abgegebenen Wasserdampfes. Dies kann grundsätzlich auf zweierlei Weise geschehen (Huber 1927): Die differentiellen Methoden verfolgen mit Präzisionswaagen (Torsionswaagen, schwingungsgedämpften Balkenwaagen) die Wasserverdunstung abgeschnittener Pflanzenteile (Blätter) innerhalb weniger Minuten. Die Integrationsmethoden verfolgen mit hinreichend empfindlichen (Balken-)Waagen die Verdunstung einer möglichst großen Anzahl ganzer Pflanzen (mit Wurzelballen oder über dem Boden abgeschnitten), während einer längeren Zeit. Abdichtung der Wundstelle ist hier unumgänglich.

Am Beginn vorliegender Untersuchungen steht die für eine Reihe krautiger Pflanzen (Pisum sativum, Medicago sativa, Phaseolus vulgaris, Soja hispida, Vicia faba, Trifolium pratense und Solanum lycopersicum) gemachte Feststellung, daß den mit einer differentiellen Methode gewonnenen Transpirationswerten gewisse Unsicherheiten anhaften. Die vorliegende Arbeit stellt sich daher die Aufgabe, an verschiedenen krautigen Pflanzen den Ursachen dieser Verschiedenheiten in ihrem transpiratorischen Verhalten nachzugehen.

Ineinandergeschachtelte Transpirationsmessungen an verschiedenen Blättern ein und derselben Pflanze sowie vergleichende Transpirationsmessungen an mehreren ganzen (über dem Erdboden abgeschnittenen) Pflanzen ließen zwei Ursachen solcher Abweichungen erkennen:

1. die intraindividuelle Streuung der Transpirationswerte, welche auf der individuellen Eigentümlichkeit der einzelnen Blätter einer Pflanze hinsichtlich ihrer Transpiration beruht.

2. die interindividuelle Streuung der Transpirationswerte, welche auf der individuellen Eigentümlichkeit der Pflanze selbst hinsichtlich ihrer Transpiration beruht.

Die Größe dieser Streuungen der Blatttranspiration ist, soweit sich dies aus den vorliegenden Beobachtungen beurteilen läßt, nicht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

überall gleich. Geringere Streuung zeigen zum Beispiel Solanum lycopersicum (auch geringere Transpirationsintensität), Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense, Pisum sativum und Fagopyrum sagittatum, während Medicago sativa, Galinsoga parviflora, Convolvulus arvensis und Soja hispida eine vergleichsweise stärkere Streuung erkennen lassen. Somit können zur Transpirationsmessung nach einer differentiellen Methode (Blättchenmethode) unter den genannten Spezies die zuerst angeführten noch am ehesten empfohlen werden.

Auf den Nachweis dieser zweifachen Streuung folgte eine Untersuchung dieser individuellen Eigentümlichkeiten, indem zuerst an verschieden großen beziehungsweise alten Blättern eines bestimmten Individuums (Solanum lyc., Solanum nigrum, Galinsoga parvifl., Fagopyrum sagittatum, Phaseolus vulg., Vicia faba, Soja hisp., Pisum sat., Medicago sat. und Trifolium prat.), dann am ganzen (über dem Boden abgeschnittenen) Sprossen (Vicia faba, Brassica Napus und Fagopyrum sagittatum) die Transpiration in Prozenten des Frischgewichts und des Trockengewichts, sowie der Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts verfolgt wurde. Außerdem wurde auch das Verhalten der Transpiration nach dem Abschneiden des Blattes oder der Pflanze beachtet. Das in der Regel infolge einer hydroaktiven Schließbewegung der Stomata zu beobachtende Absinken der Transpirationsgröße wurde dabei auch durch das Abnahmeprozent der Transpiration für die ersten 3 Minuten auf die folgenden 3 Minuten (bei ganzen Pflanzen jeweils 10 Minuten) charakterisiert.

Da die hydroaktive Schließbewegung auf der Zunahme des Wasserdefizits des Blattes beruht, wurde dieser Transpirationsabfall am Wasserverlust, den das Blatt oder die Pflanze nach dem Abschneiden erleidet, gemessen. Diese Größe ergibt sich als Abnahmeprozent der Transpiration und wurde hydroaktive oder hydrische Empfindlichkeit (= E) des Spaltöffnungsapparates beziehungsweise des Blattes genannt.

Manchmal, besonders an jungen und alternden Blättern, wurde auch eine Zunahme der Transpiration nach dem Abschneiden des Blattes oder der Pflanze (vgl. Iwanoff 1928, Kamp 1930) festgestellt und teils auf die von Iwanoff stammende Erklärung (vorübergehend vermehrtes Angebot an Wasser durch Abreißen der nach der Kohäsionstheorie in den Gefäßen unter Spannung stehenden Wasserfäden), teils auf den von Kamerling (1914) gegebenen Erklärungsversuch (raschere Deturgeszenz der die Schließzellen umgebenden Epidermiszellen)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zurückgeführt. Für die jüngeren (oberen) Blätter scheint mehr die erste, für die älteren (unteren) Blätter die zweite Erklärungsmöglichkeit in Frage zu kommen, zu welcher auch noch die Möglichkeit einer die Schließbewegung verzögernden Spalteninsuffizienz (Pisek und Berger 1938) treten kann.

Starke Unterschiede in der Transpiration und dem Wassergehalt drücken sich gewöhnlich auch in der Empfindlichkeit (= E) aus.

Durch vergleichende Transpirationsmessungen an Blattserien mehrerer Pflanzen konnten im Zusammenspiel dieser Größen bestimmte Arten des transpiratorischen Verhaltens verschieden alter Blätter herausgeschält werden: Einem manchmal in Erscheinung tretenden Jugendstadium der Blätter, gekennzeichnet durch die geringe Transpiration (Transpirationsschutz durch Einrollen oder Behaarung) und gelegentliches Ansteigen der Transpiration nach dem Abschneiden folgt ein Stadium mit einer höheren Transpirationsintensität und einer höheren hydrischen Empfindlichkeit. In der nächsten Altersstufe zeigen die Blätter wieder einen Rückgang der Transpirationsintensität und hydrischen Empfindlichkeit, verbunden mit einer Zunahme des Wassergehalts, bis schließlich im Altersstadium alle diese Größen (einschließlich der Oberflächenentwicklung) abnehmen. Sieht man die stärkere Transpiration der jüngeren, aber bereits voll entwickelten Blätter unter optimalen Außenbedingungen als Ausdruck eines besonders günstigen Wasserhaushaltes an, und beachtet man, daß die höhere hydrische Empfindlichkeit eine rasche und wirksame Transpirationseinschränkung ermöglicht, so stimmen diese Ergebnisse der Transpirationsmessungen gut überein mit der von Alexandrov (1924) und Tumanov (1927) angegebenen höheren Trockenresistenz dieser Blätter.

An ganzen (über dem Boden abgeschnittenen) Pflanzen verschiedener Entwicklungsstadien konnten ähnliche Feststellungen gemacht werden.

Im Einzelfall kann aber die individuelle Besonderheit von Blatt, Pflanze und auch jeweiliger Spezies größere Abweichungen bedingen.

Aus der Tatsache dieser Inhomogenität der Transpirationseinheiten (Blätter, einzelne Sprosse) erhebt sich der Wunsch nach Mittelwertbildung über eine größere transpirierende Blattmasse. Dieser Forderung würden Integrationsmethoden nach der Art der Anwelkmethode von Arland besser entsprechen, bei denen an Stelle des einzelnen Blattes oder Sprosses eine größere Zahl ganzer Pflanzen tritt. Dadurch und durch die ausgleichende Wir-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kung einer längeren Expositionszeit wird sowohl der intra- als auch der interindividuellen Streuung wirksam begegnet und die Ergebnisse gewinnen den Charakter von Mittelwerten.

Es darf aber nicht übersehen werden, daß sich diese Methoden an ganzen Pflanzen nur an größeren gleichartigen Beständen, besonders solchen von Kulturpflanzen, anwenden lassen.

Meine Versuche mit der Anwelkmethode zeigten, daß bei Wägungen mit zwei bis sechs Individuen und einer Expositionszeit von15 Minuten noch immer Streuungen auftreten. Eine größere Zahl von erwachsenen Individuen zur Wägung heranzuziehen wird aber nur bei bestimmten Versuchspflanzen möglich sein. Die Methode erfordert auch größeren Arbeits- und Sachaufwand und ist daher wohl an das Vorhandensein eines Freilandlaboratoriums, wie dies etwa in Verbindung mit größeren landwirtschaftlichen und gartenbaulichen Versuchsfeldern gegeben ist, gebunden. Unter solchen Bedingungen wird jedoch diese Methode gut anwendbar sein und zu gesicherten Ergebnissen führen (vgl. Enzmann 1951/52, Arland 1952).

Wo es sich aber um Transpirationsmessungen an Freilandpflanzen mit geringer Individuenzahl handelt, wird man sich auch weiterhin der einfacher zu handhabenden Stockerschen Blättchenmethode mit kurzfristigen Wägungen bedienen müssen. Es wird nur, ebenso wie bei der Verwendung einer kleinen Zahl ganzer Pflanzen, notwendig sein, die Größe möglicher Streuungen zu erfassen.

Dazu sollen ganz allgemein die stündlichen Transpirationsmessungen nicht nur an einem, sondern an 2 bis 3 Blättern oder Sprossen vorgenommen werden, so daß die Stundenwerte der Transpiration aus Punktepaaren oder -tripeln bestehen. An solchen Tagesgängen wird die Streuung der Transpiration, mit der man zu rechnen hat, dadurch erfaßbar, daß man die durchschnittlichen Abweichungen der Einzelmessungen von ihrem Mittelwert berechnet.

Zwei Transpirationskurven können sich sowohl im Niveau wie im Kurvenverlauf selbst unterscheiden. Sollen vergleichende Transpirationsmessungen an mehreren Beständen gleichartiger Pflanzen, die unter verschiedenen Kulturbedingungen gezogen wurden (z. B. verschiedene Düngung) durchgeführt werden, so genügt es, für die betreffende Spezies an einem Tagesgang der Kontrollpflanze die Streuung zu erfassen (Streuungstagesgang). Die Beurteilung der übrigen einfachen Tagesgänge auf Niveau- und Formunterschiede hat dann im Hinblick auf diesen Streuungstagesgang zu erfolgen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ein wesentlicher Unterschied im Niveau dieser einfachen Kurven ist um so wahrscheinlicher, je mehr er die durchschnittliche Streuung im Streuungstagesgang übertrifft.

Ein wesentlicher Unterschied in der Form (Verlauf) dieser einfachen Kurven ist um so wahrscheinlicher, je mehr die Differenzen gleichzeitig gemessener Transpirationswerte der einzelnen Kurven, die aus dem Streuungstagesgang errechnete dreifache durchschnittliche Streuung übertreffen und je öfter solche Differenzen aufeinanderfolgen.

Zusammenfassung.

1. Transpirationsmessungen, die in Freilandversuchen mit Hilfe kurzfristiger Wägungen gleichzeitig an einzelnen Blättern von krautigen Pflanzen (*Solanum lycopersicum, Solanum nigrum, Convolvulus arvensis, Fagopyrum sagittatum, Galinsoga parviflora, Phaseolus vulgaris, Pisum sativum, Vicia faba, Soja hispida, Medicago sativa* und *Trifolium pratense*) vorgenommen wurden, zeigten in der Regel Abweichungen voneinander.

2. Die Streuung der Transpirationswerte einzelner Blätter wurde auf zwei Ursachen zurückgeführt: auf das verschiedene transpiratorische Verhalten der Blätter einer Pflanze (intraindividuelle Streuung) und auf das verschiedene transpiratorische Verhalten der verschiedenen Pflanzen selbst (interindividuelle Streuung).

3. Zur Feststellung des transpiratorischen Verhaltens eines Blattes bzw. eines ganzen grünen Sprosses diente neben der Transpirationsgröße, Wassergehalt und Oberflächenentwicklung auch noch das Verhalten der Transpiration nach dem Abschneiden, gekennzeichnet durch das Abnahmeprozent der Transpiration von den ersten drei Minuten auf die folgenden drei Minuten (bei ganzen über dem Erdboden abgeschnittenen Pflanzen jeweils 10 Minuten). Diese den Transpirationsabfall charakterisierende Größe wurde hydrische Empfindlichkeit bezeichnet, da sie das Verhalten der Spaltöffnungen auf Wasserverlust des Blattes wiedergibt.

4. Die Transpirationsintensität der Blätter einer Pflanze nahm in der Regel mit steigendem Alter ab. Lediglich sehr junge Blätter wiesen in einigen Fällen (*Vicia faba, Soja hispida*) schwächere Transpiration auf, die jedoch auf Einrollen oder Behaarung der Blätter zurückzuführen ist.

An einem Sproß ist der Wassergehalt der tiefer unten inserierenden Blätter, wahrscheinlich infolge besserer Wasserversorgung, stets größer als der der jüngeren Blätter der oberen Sproßteile.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Damit verbunden ist ein höherer Sukkulenzgrad der tieferstehenden Blätter, wie aus der Abnahme ihrer Oberflächenentwicklung (beiderseitige Blattfläche in Quadratzentimeter pro Milligramm Trockengewicht) hervorgeht.

Die hydrische Empfindlichkeit der Blätter zeigt im allgemeinen gegen die Sproßbasis zu (ältere Blätter) eine Abnahme, d. h. die höher inserierenden (schon vollentwickelten Blätter) einer Pflanze vermögen trotz ihrer höheren Transpiration ihre Wasserabgabe rascher einzuschränken als die unteren (älteren). Dies scheint auch mit Ursache an der höheren Trockenresistenz der oberen bzw. jüngeren Blätter zu sein. Größere Abweichungen einzelner Blätter kommen jedoch vor.

5. Die jüngsten und ältesten Blätter eines Sprosses zeigen gelegentlich einen deutlichen Anstieg der Transpiration nach dem Abschneiden („Passivblätter"). Dies erklärt sich vielleicht aus der Aufhebung der Kohäsionsspannung der Wasserfäden in den Gefäßen beim Abtrennen der Blätter bzw. infolge hydropassiver Öffnungsbewegungen der Spaltöffnungen oder direkter Schließzelleninsuffizienz bei den ältesten Blättern.

Ein gemeinsamer Rückgang von Transpiration, Wassergehalt, Oberflächenentwicklung und hydrischer Empfindlichkeit konnte als Alterserscheinung an (manchmal bereits angilbenden) Blättern mehrfach festgestellt werden.

6. Für ganze verschieden alte Pflanzen gilt wahrscheinlich ähnliches wie für junge und alte Blätter derselben Pflanze (vgl. 4. und 5.).

7. Die Streuungen, welche die Transpirationswerte einzelner Blätter oder Teile einer Pflanze (intraindividuelle Streuung) sowie auch verschiedene Pflanzen untereinander (interindividuelle Streuung) zeigen, machen es wünschenswert, nach Maßgabe der zur Untersuchung gelangenden Spezies zur Gewinnung von Mittelwerten eine größere Zahl von Blättern bzw. ganzen Pflanzen zur Transpirationsmessung heranzuziehen (vgl. die „Anwelkmethode" von Arland).

8. Um aber auch einzelne Transpirationskurven (Tagesgänge) richtig beurteilen zu können, sollten orientierende Messungen der zu erwartenden Streuungen vorgenommen werden. Dies kann man mit Hilfe von Streuungstagesgängen erreichen. Das sind Tagesgänge, welche zu jedem Beobachtungstermin zwei bis drei möglichst gleichzeitige Transpirationswerte aufweisen.

Durch zahlenmäßige Erfassung dieser Streuung (vgl. S. 708 ff.) ist es dann möglich, auch Einzeltagesgänge der betreffenden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Spezies auf wesentliche (z. B. durch verschiedene Düngung hervorgerufene) Unterschiede im transpiratorischen Verhalten auszuwerten.

9. Je geringer die Streuung der Transpirationswerte zwischen einzelnen Blättern einer Pflanze oder zwischen verschiedenen ganzen Pflanzen ist, um so eher können einzelne Transpirationstagesgänge dieser Art als repräsentativ angesehen werden. So zeigen von unseren Versuchspflanzen die Blätter von *Solanum lycopersicum, Fagopyrum sagittatum, Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense* und *Pisum sativum* untereinander verhältnismäßig geringe Streuungen der Transpirationswerte.

An dieser Stelle erlaube ich mir, Herrn Prof. Dr. R. Biebl für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für seine tätige Anteilnahme und wertvollen Ratschläge herzlich zu danken. Großen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. K. Höfler, Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Wien, für sein stets bewiesenes wohlwollendes Interesse am Fortgang meiner Arbeit.

Literaturverzeichnis.

Alexandrov W., 1922 (russisch): Zitiert bei Tumanov 1927, 426, 434, 475.
Arland A., 1929 a: Das Problem des Wasserhaushaltes bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in kritischer experimenteller Betrachtung, Wiss. Arch. Landw. Abt. A, 1, 1.
— 1929 b: Das Wasserhaushaltsproblem bei landw. Kulturpflanzen in kritisch-experimenteller Betrachtung, Wiss. Arch. Landw. Abt. A, 2, 423.
— 1929 c: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort, Ber. deutsch. bot. Ges. 47, 474.
— 1952: Die Transpirationsintensität der Pflanzen als Grundlage bei der Ermittlung optimaler acker- und pflanzenbaulicher Kulturmaßnahmen, Abh. d. sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig, Bd. 44, Heft 2.
— 1953: Transpiration, Mineraldüngung, Ertragshöhe und Ertragssicherheit, Die Ernährung der Pflanze 1/2, 2, Berlin.
Beiler A., 1945: Insertionshöhe und Sättigungswassermangel der Blätter von Pisum sativum, Planta 34, 125.
Bergen J. Y., 1904: Relativ transpiration of old and new leaves of the myrtus typ, Bot. Gaz. 38, 446, Chicago.
Benecke W. und Jost L., 1924: Pflanzenphysiologie. I. Bd. Jena.
Biebl R., 1942: Borwirkung auf Pisum sativum. Jb. wiss. Bot. 90, 731.
— 1952: Wirkung verschiedener Stickstoffdünger auf die Transpiration einiger Kulturpflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenernährung, Düngung u. Bodenkunde 59, 60.
Brillant W. A., 1924: La teneur en eau dans les feuilles et l'énergie assimilatrice. Cpt. rend. heptom. des séances de l'academie des sciences 178, 2122.
Burgerstein A., 1904—1925: Die Transpiration der Pflanzen. 1., 2. und 3. Teil, Jena.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Darwin F., 1897: Observations on stomata by a new method. Proc. of the Cambridge Philos. society 9, 303.
Enzmann J., 1951/52: Der Einfluß des Kalkes auf die relative Transpiration der Gerste. Wiss. Zeitschr. d. Univ. Leipzig, Heft 2.
Fakuda Y., 1935: Über die Hydratur der Pflanzen u. eine empirische Formel der Verdunstung u. Transpiration. Pflanzenforschung 19.
Firbas F., 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. wiss. Bot. 74, 459.
Höfler K., Migsch H. u. Rottenburg W., 1941: Über Austrocknungsresistenz landw. Kulturpflanzen. Forschungsdienst 12, 50.
Huber B., 1923: Die Transpiration in verschiedener Stammhöhe, Sequoia gigantea. Zeitschr. Bot. 15, 465.
— 1925: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Jb. wiss. Bot. 64, 1.
— 1927: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. deutsch. bot. Ges. 43, 551.
— 1930: Untersuchungen über die Gesetze der Porenverdunstung. Zeitschr. Bot. 23, 829.
Hygen G., 1951: Studies in Plant Transpiration I. Physiologia plantarum 4, 57, Copenhagen.
Iljin W. S., 1923 a: Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation der Pflanzen. Flora 116, 360.
— 1923 b: L'influence de la sécherresse sur la régulation des stomates et sur l'acroissement des plantes. Preslia vestnik Cesk. bot. spolenosti, 11, 43.
— 1923 c: Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Flora 116, 279.
Iwanoff L., 1928: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort, Ber. deutsch. bot. Ges. 46, 306.
Kamerling Z., 1914: On the regulation of the transpiration of Viscum album and Rhipsalis cassytha etc. Proc. Kon. Akad. Wetensch. 16, 821, Amsterdam.
Kamp H., 1930: Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jb. wiss. Bot. 72, 403.
Knight R. C., 1922: Further observations on the transpiration, stomata, leaf water content and wilting of plants. Annal. of Bot. 36, 361.
Koketsu R., 1926: Studies on the foliar transpiring power and its daily fluctuation as related to the developement of leaves in Coleus blumei. The bot. Magazine 40, 122, Tokio.
Laidlaw C. G. and Knight R. D., 1916: A description of recording porometer and a note on stomatal behavior during wilting. Annal. of Bot. 30, 47.
Maximow N. A., 1929: The plant in relation to water. Allen & Union, London.
Maximow N. and Krasnosselsky-Maximow, 1942: Wilting of plants in its connection with drough resistence. Journ. of ecol. 12, Nr. 1, 95, Cambridge.
Müller-Stoll W. R., 1935: Ökologische Untersuchungen an Xerothermenpflanzen des Kraichgaues. Zeitschr. Bot. 29, 161.
Nichiporovich A. A., 1926: The loss of water by plants in process of wilting. Journ. Exp. Landw. im SO d. Europ. Rußland, Tom. III.
Overton J. B., 1911: Studies on the relation of the living cells to transpiration and sap flow in Cyperus I., II. Bot. Gaz. 58, 457, Chicago.
Pfleiderer H., 1933: Kritische Untersuchungen zur Methodik der Transpirationsbestimmung an abgeschnittenen Sprossen. Zeitschr. Bot. 26, 306.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Philipp W., 1931: Transpirationsversuche mit Betarüben im Laboratorium und Freiland. Wiss. Arch. Landw. Abt. A, 8, 70.
Pisek A. u. Cartellieri E., 1931, 1932, 1933, 1939: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen I—IV. Jb. wiss. Bot. 75, 195; 75, 643; 79, 131; 88, 22.
Pisek A. und Berger E., 1938: Kutikuläre Transpiration u. Trockenresistenz isolierter Blätter u. Sprosse. Planta 28, 134.
Pisek A. und Winkler E., 1953: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit v. Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta 42, 253.
Reiss G., 1930/31: Die Weiterentwicklung der Anwelkmethode zur Beantwortung von Sorten- und Düngungsfragen. Wiss. Arch. Landw. Abt. A, 5, 247.
Repp-Novosad Gertrud, 1941: Ein Kulturversuch mit Erbsen bei abgestuftem Bodenwassergehalt. Forschungsdienst 12, 154.
— 1942: Wasserökologische Untersuchungen an einigen Kulturpflanzen. Landw. Jb. 92, 155.
Rouschal E., 1938: Zur Ökologie der Macchien I. Jb. wiss. Bot. 87, 436.
Salensky W., 1911 (russisch): Zitiert bei Maximow 1929, 341.
— 1923 (russisch): Zitiert bei Tumanov 1927, 426, 475.
Schechner K., 1909: Zur Kenntnis des absteigenden Wasserstromes. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 118, 917.
Schmid E., 1953: Spurenelementdüngung und Wasserhaushalt einiger Kulturpflanzen. Öst. Bot. Zeitschr. 100, 552.
Schratz E., 1931: Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen im Trockengebiet des südl. Arizona. Jb. wiss. Bot. 74, 153.
Seeliger R., 1911: Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss. Univ. Göttingen.
Seybold A., 1929 a: Untersuchungen über die Transpirationswiderstände u. über die Temperatur ägypt.-arabischer Wüstenpflanzen. Planta 9, 270.
— 1929 b: Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. Monogr. aus dem Gesamtg. d. wiss. Bot. 2, Berlin.
— 1930: Die pflanzliche Transpiration II. Ergebnisse d. Biol. 6, 559, Berlin.
Shemtchusnikov, 1923 (russisch): Zitiert bei Tumanov 1927, 427.
Shreve F., 1914: A montane rain-forest. Carnegie Inst. of Washington, Publ. 119.
Siddings L. A., 1914: Transpiration of Silphium laciniatum. Plant world, 17, 309.
Stälfelt M. G., 1927: Die photische Reaktion im Spaltöffnungsmechanismus. Flora 21, 235.
— 1929 a: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta 8, 287.
— 1929 b: Pulsierende Blattgewebe. Planta 7, 720.
— 1932: Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Planta 17, 22.
— 1935: Die Transpiration u. Kohlensäureassimilation bei Blättern und Stroh des Hafers. Angew. Bot. 17, 157.
Stocker O., 1923: Die Transpiration nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. Bot. 15, 1.
— 1948: Beiträge zu einer Theorie der Dürreresistenz. Planta 35, 445.
— 1928: Der Wasserhaushalt ägyptisch-arabischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot. Abhandl. 13.
— 1929: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- u. Evaporationsgröße I u. II. Ber. deutsch. bot. Ges. 47, 126, 130.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Stocker O., 1932, 1933, 1935: Transpiration u. Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen I, II, III. Jb. wiss. Bot. 75, 494; 78, 751; 81, 464.
— 1942: Untersuchungen über die physiologischen Grundlagen der Dürreresistenz landw. Kulturpflanzen. Forschungsdienst, Sonderheft 16, 275.
Stocker O., Rehm S. u. Schmidt H., 1943: Der Wasser- u. Assimilationshaushalt dürreresistenter u. dürreempfindlicher Sorten landw. Kulturpflanzen. Jb. wiss. Bot. 91, 1, 278.
Thomas A., 1928: Studien über den Wasserhaushalt des Hafers. Bot. Arch. 21, 293.
Tumanov J. J., 1927: Ungenügende Wasserversorgung u. das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. Planta 3, 391.
Walter H., 1932: Die Hydratur der Pflanze. Jena.
— 1951: Einführung in die Phytologie. Bd. III, Stuttgart.
Weber, F., 1927: Stomataöffnen welkender Blätter. Ber. deutsch. bot. Ges. 45, 408.